

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en partie

LA THESE DE DOCTORAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES DE PARIS

par

Françoise ROLAND

pour obtenir

le grade de Docteur ès Sciences

Sujet de thèse : CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE
L'ULTRASTRUCTURE DES APERTURES DE POLLENS APPARTENANT
AU GROUPE RANALES - CENTROSPERMIALES.

Soutenue le **26 MAI 1970** 1970 devant la Commission d'examen.

M. EICHHORN	Président.
CHADEFAUD	Examineurs.
Mme VAN CAMPO	

COMITÉ SCIENTIFIQUE

Knut FAEGRI, Bergen (Norvège)

Roger HEIM, Paris (France)

Tadao JIMBO, Tokyo (Japon)

William S. HOFFMEISTER, Sarasota (U.S.A.)

Ludmila A. KOUPRIANOVA, Léninegrad (U.R.S.S.)

Anna MAURIZIO, Berne (Suisse)

Sophia N. NAOUMOVA, Moscou (U.R.S.S.)

Robert POTONIÉ, Krefeld (Allemagne)

Paul B. SEARS, New Haven (U.S.A.)

Roger P. WODEHOUSE, South Burlington (U.S.A.)

E. M. van ZINDEREN-BAKKER, Bloemfontein (Afrique du Sud).

Directeur :

Madeleine VAN CAMPO,

LABORATOIRE DE PALYNOLOGIE
de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes,
61, rue de Buffon, Paris V* (France).



ÉTUDE DE L'ULTRASTRUCTURE DES APERTURES :

II, POLLENS A SILLONS,

PAR

Françoise ROLAND.

(Laboratoire de Palynologie, E.P.H.E.,
Muséum et Laboratoire de Microscopie Electronique appliquée
à la Biologie, C.N.R.S., Paris).

SOMMAIRE. — Succédant à l'étude de la structure fine des pores, l'organisation de divers types de sillons est ici abordée et comparée : pollens colpés, péricolpés, colpores, colporoidés et tétrade à sillon circulaire. Dans aucun des cas, le sillon n'est une simple interruption de la paroi intercolpale mais il présente, au contraire, des différenciations très caractéristiques des différents niveaux du sporoderme. Alors que d'une façon générale les couches baculaires et suprabaculaires régressent, suivant les exemples, la sole de l'ectexine, l'endexine, l'intine montrent une extension et des transformations particulières. D'autre part, il peut exister des formations aperturales distinctes des structures intercolpales. L'organisation des systèmes aperturaux en fonction de la position systématique des espèces est envisagée, à l'intérieur de quelques familles de Ranales-Centrospermales et de familles données pour comparaison.

Introduction.

Un travail antérieur consacré à l'étude en microscopie électronique de quelques pollens à pores [12] a montré que les zones germinatives ne sont pas de simples interruptions ou amincissements de l'exine et qu'il existe des différenciations spécifiques importantes.

A côté des pollens *porés*, un autre grand groupe correspond aux pollens dont les apertures sont des *sillons*, c'est-à-dire où les zones germinatives sont des modifications locales de la paroi de forme allongée, aux extrémités plus ou moins effilées. Cet aspect typique en fuseau ou en « coque de bateau » (boat-shaped, [6]) correspond aux *colpus* au sens large [9]. On isole parfois dans un groupe spé-

cial les pollens à sillons courts ou *rugae* [3] également répartis, en nombre varié, sur tout le grain. Parmi les complications que subissent les colpus, il faut surtout noter l'association entre un sillon et un pore situé au niveau de l'équateur du grain (*colporus*) ou entre un sillon et un orôïde, rappelant un pore mais d'aspect diffus (*colporoïde*). Ces types aperturaux se rencontrent bien individualisés dans le groupe des Ranales-Centrospermales, comme l'illustre la planche I. VAN CAMPO a récemment proposé [20] une possibilité d'évolution des pollens de ce groupe et plus précisément des Centrospermales, basée sur la successiformie c'est-à-dire la variation du nombre et de la disposition des apertures suivant une succession géométrique. En microscopie électronique, nous avons étudié des exemples représentant les diverses catégories aperturales choisies dans les principales familles du groupe et dans quelques autres familles, pour comparaison.

Techniques.

Après un examen préliminaire en microscopie photonique selon les techniques habituelles, l'infrastructure des pollens a été précisée au moyen de coupes ultramincées complétées par des observations au microscope à balayage.

1. — COUPES ULTRAMINCES.

Les techniques d'étude sont en général les mêmes que celles utilisées précédemment [10, 12] c'est-à-dire que les pollens sont acétolysés ou non, contrastés au MnO_4K à 2 % et inclus dans l'araldite ou dans la gélose-araldite. Cette technique de routine donne dans l'ensemble de bons résultats et conduit à un contraste convenable des différents niveaux de la paroi. Il est souhaitable de la comparer à d'autres méthodes, notamment à la fixation au glutaraldéhyde suivie d'une post-fixation au tétroxyde d'osmium qui peut fournir, en particulier pour l'endexine et l'intine, des compléments intéressants [14].

La résine utilisée est principalement de l'araldite, parfois de l'épon. Les coupes sont faites au microtome automatique Reichert LKB. Les observations sont effectuées au microscope électronique RCA ou Itachi.

2. — POLLEN ENTIER, MICROSCOPE A BALAYAGE.

Ce moyen d'investigation récent s'est révélé de choix en palynologie [1, 2, 4, 15, 17] car il conduit à des observations morphologiques

finies et de grandes surfaces. En ce qui concerne le présent travail, il permet surtout un repérage des ultracoupes dans l'ensemble de l'aperture.

Après écrasement de l'étamine, les pollens sont déposés sur un porte-objet métallique, à sec ou dans une goutte de colle et couverts par vaporisation sous vide d'un film d'or-palladium. Les reliefs de la surface du grain sont alors vus par le balayage régulier du faisceau d'électrons sur la préparation.

L'appareil utilisé est un Stereoscan, Cambridge Instrument Company (*).

Infrastructure du sporoderme.

Les niveaux du sporoderme ont été définis d'après leurs structures et leurs affinités aux divers réactifs [14]. La planche A rappelle et schématise la terminologie la plus simple et la plus homogène qui semble pouvoir être utilisée actuellement. On y reconnaît :

- 1 — l'intine, toujours bien distincte, au contact de la pellicule ectoplasmique et traversée par de fins tractus cytoplasmiques.
- 2 — l'exine, formée de deux couches :
 - l'endexine, osmiophile et parfois zonée ;
 - l'ectexine qui, dans la très grande majorité des cas, se subdivise morphologiquement dans le groupe étudié en : sole (foot-layer

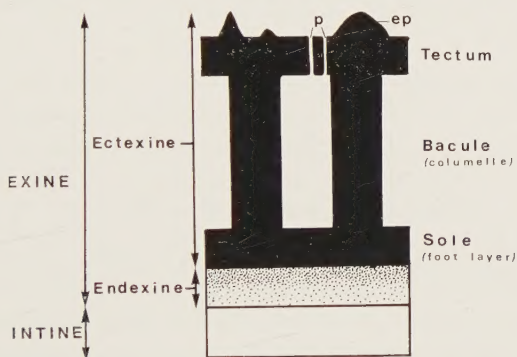


PLANCHE A.

Nomenclature utilisée pour les niveaux de la paroi intercolpale.

de FAEGRI et IVERSEN), bacules (ou columelles) et tectum ; ce dernier peut être muni de perforations, *p*, ou d'ornementation variés (épines, *ep*). Il peut manquer et les sommets des bacules s'élargir et s'unir pour former des structures diverses (stries, réseaux...).

(*) Les photographies ont été réalisées grâce à l'accueil de Monsieur le Professeur LAFFITTE, au Laboratoire de Géologie du Muséum, Paris. Qu'il trouve ici nos sincères remerciements.



PLANCHE I.

Aspects de quelques types de sillons.

Fig. 1 : sillon large, *Ficaria ranunculoides*. — Fig. 2 : sillon étroit, *Polycarpaea confusa*. — Fig. 3 et 4 : sillon étroit auquel s'ajoute un pore interne dans la région équatoriale (colporus), 3 : mise au point sur le sillon, 4 : mise au point plus profonde sur le pore, *Gentiana pneumonanthe*. — Fig. 5 : sillon et poroïde (colporoïde), mise au point profonde, *Paeonia lusitanica*. — Fig. 6 : sillon circulaire d'un des grains d'une tétrade de *Victoria cruziana*.

Dans les cas limites, la distinction entre endexine et sole reste difficile ; on ne pourra alors parler que de « couches infrabaculaires » comme cela est proposé en microscopie photonique.

Diagnose générale des pollens.

Vingt espèces seront retenues. Les pollens colpés à symétrie d'ordre 3 se rencontrent dans onze espèces : *Clematis vitalba*, *Aconitum Wilsonii*, *Ercilla volubilis*, *Lithops salicola*, *Ophthalmophyllum dinteri*, *Mamillaria magnimamma*, *Spergula diandra*, *Polycarpaea confusa*, *Bergia anagalloides*, *Pisonia aculeata*, *Limonium vulgare*. *Boussingaultia gracilis* montre un pollen péricolpé où les extrémités des 6 sillons courts forment entre elles un angle de 120°. Les pollens de *Magnolia soulangeana* et de *Cabomba aquatica* sont monocolpés. Trois espèces ont des pollens tricolporés : *Gentiana pneumonanthe*, *Cyclamen hederifolium* var. *creticum*, *Rumex acetosella*. Les pollens de *Paeonia lusitanica* var. *ovalifolia* et de *Gyrostemon ramulosus* ont 3 colporoïdes. Enfin, les tétrades sont représentées par *Victoria cruziana* ; chaque grain est pourvu d'un sillon circulaire

ou parfois incomplet, en croissant, situé entre la zone équatoriale et le pôle distal qui prend l'aspect d'une calotte appelée souvent « opercule » [11].

Les principales caractéristiques de ces espèces, observées au microscope photonique, sont résumées dans le tableau ci-après. Les mensurations sont données en microns ; Nb = nombre d'ouvertures par grain ; t = distance entre les extrémités de deux sillons voisins ; l = largeur du sillon à l'équateur du grain ; P = longueur de l'axe des pôles ; E = diamètre de la coupe optique équatoriale ; $ép$ = épaisseur de l'exine intercolpale. Pour la tétrade : D = diamètre de deux grains de profil ; d = diamètre d'un grain de profil ; G = diamètre d'un grain de face.

Infrastructure des ouvertures.

L'organisation et la structure fine de chacune des espèces précitées seront envisagées successivement.

1 — *Magnolia soulangeana*, Magnoliacées (Pl. II).

Le pollen ne possède qu'un seul sillon très large (20 à 30 microns) ; il est marqué par l'amincissement puis la disparition du tectum épais et ondulé et des bacules. La sole le recouvre entièrement en formant un fin revêtement d'ectexine ; celui-ci est fragile ce qui explique les plissements des pollens acétolysés. Il n'y a pas d'endexine et l'intine zonée est deux à trois fois moins haute sous le sillon.

2 — *Cabomba aquatica*, Nymphéacées (Pl. III, Fig. 5).

Quoique plus étroit (3-5 μ), le sillon unique a une organisation comparable à celle du *Magnolia*. Mais, ici, le revêtement d'ectexine de l'ouverture provient d'une délamination de la sole et a une structure feuilletée. Autres différences, l'intine est plus développée sous le sillon et on rencontre, çà et là, des fragments d'endexine.

3 — *Victoria cruziana*, Nymphéacées (Pl. I, Fig. 6 ; Pl. IV, Fig. 3).

Les modifications au niveau de l'ouverture concernent principalement le seul tectum. Le profond sillon circulaire de chaque grain de la tétrade est dû à la réduction de ce niveau qui d'une assise continue et massive de 1,5 μ de haut passe à des particules de 0,2 μ environ. On y retrouve les bacules très courts sur la sole et l'endexine plus dissociée qu'à l'intercolpium.

4 — *Clematis vitalba*, Renonculacées (Pl. V).

Chaque sillon est caractérisé par un amincissement de l'ectexine intercolpale dû à la disparition de la sole et de presque tous les

Espèces	Aperture					P	E	Exine intercolpale	
	Caractère	Nb	t	l	ép			Caractère	
<i>Magnolia soulangeana</i> Sout. Bot. Magnoliacées	Sillon distal p. sulqué	1	—	30		60	40	1	Tectum ondulé sur bacules dispersés
<i>Cabomba aquatica</i> Aubl. Nymphéacées	»	1	—	3		80	40	1,5	Tectum sur bacules en stries
<i>Victoria cruziana</i> d'Orb. Nymphéacées	Sillon circulaire tétrade	4 × 1	—	3		D = 84 d = 61 G = 68		2,5	Tectum ondulé sur bacules dispersés
<i>Clematis vitalba</i> L. Renonculacées	Sillon méridien p. colpé	3	6	5		20	18	1	Tectum épineux sur bacules dispersés
<i>Aconitum Wilsonii</i> Staff. Renonculacées	»	3	6	8		32	28	1,3	Tectum épineux sur bacules dispersés
<i>Polycarpaea confusa</i> Maire. Caryophyllacées	»	3	4,5	1		18	18	1	Tectum épineux sur bacules en réseau
<i>Spergula diandra</i> (Luss.) Murb. Caryophyllacées	»	3	5	2,5		20	21	1	Tectum épineux sur bacules en réseau
<i>Bergia anagalloides</i> E. Mey. Elatinacées	»	3	3	1		17	14	1,5	Pas de tectum ex. réticulée à épines
<i>Lithops salicola</i> L. Bol. Aizoacées	»	3	4,5	2,5		21	20	0,3	Tectum épineux sur bacules dispersés
<i>Ophthalmophyllum dinteri</i> Schw. Aizoacées	»	3	7	1,5		18	20	0,5	Pas de tectum ex. réticulée à épines

Espèces	Aperture					Exine intercolpale	
	Caractère	Nb	t	l	P	E	ép Caractère
<i>Mamillaria magnimamma</i> Haw. Cactées	Sillon méridien p. colpé	3	8	6	40	35	1 Pas de tectum ex. réticulée à épines
<i>Ercilla volubilis</i> Juss. Phytolaccacées	»	3	7	2,5	26	25	2 Tectum épineux sur bacules en réseau
<i>Pisonia aculeata</i> L. Nyctaginacées	»	3	8	3	27	31	1 Tectum épineux sur bacules dispersés
<i>Limonium vulgare</i> Mill. Plumbaginacées	»	3	15	5	47	57	5 Pas de tectum ex. réticulée à épines
<i>Boussingaultia gracilis</i> Miers. Basellacées	Sillon court non mé- ridien p. péricolpé	6	2,5	1,5	36	36	3 Tectum épineux sur bacules en réseau
<i>Gyrostemon ramulosus</i> Desf. Gyrostémonacées	Sillon méridien + po- roïde p. colporoïdé	3	5	1	30	20	4 ex. compacte scabre
<i>Paeonia lusitanica</i> Mill. var <i>ovalifolia</i> Renonculacées	»	3	7,5	4	42	32	1,3 Pas de tectum ex. réticulée
<i>Gentiana pneumonanthe</i> L. Gentianacées	Sillon méridien + pore p. colporé	3	7	1	35	26	1 Pas de tectum ex. striée puis réticulée
<i>Cyclamen hederifolium</i> Ait. var <i>creticum</i> Primulacées	»	3	2	2	10	8	0,4 Pas de tectum bacules denses dispersés
<i>Rumex acetosella</i> L. Polygonacées	»	3-4	4	1	20	23	1 Tectum ondulé sur bacules en réseau

Abréviations utilisées dans les planches :

- a ,b, c, d stratification particulière de l'exine de *Gyrostemon*
 al ailes latérales formées par la sole
 B bacules (= columelles)
 bp bourrelet limitant intérieurement un pore ou un poroïde (annulus)
 cd calotte distale
 cg couche granuleuse de remplissage
 cy cytoplasme
 d dépôts
 dv diverticules d'ectexine
 EC plaque d'ectexine aperturale, continue ou non, où on ne distingue plus la structure intercolpale
 EN endexine
 ep épine
 IN intine
 la lamelles parallèles acéto-solubles
 m membrane d'aspect plasmique
 MA membrane aperturale en croissant = partie interne de la sole
 p perforations du tectum
 P pore ou poroïde
 pe pellicule ectoplasmique
 r réseau formé par les sommets des bacules à l'intercolpium
 S sillon
 So sole (= foot-layer)
 Sl sole stratifiée
 T tectum
 tr tractus cytoplasmiques traversant l'intine
 U corps d'Ubisch

Grossissements :

Microscopie photonique : $\times 1000$. Microscopie électronique : le trait représente 1 micron sauf indication contraire.

Techniques :

Pollens acétolysés : Pl. I ; Pl. II ; 4-5 ; Pl. III, 1-2-3-4 ; Pl. IV, 3 ; Pl. V, 1-2-3 ; Pl. VI, 2-3 ; Pl. VII, 3-4 ; Pl. VIII, 2-3-4 ; Pl. IX ; Pl. XII, 3 ; Pl. XIII, 2-3 ; Pl. XIV, 2-3-4-5.

Pollens pleins : Pl. II, 1-2-3 ; Pl. III, 5 ; Pl. IV, 1-2 ; Pl. V, 4-5-6 ; Pl. VI, 1 ; Pl. VII, 1-2 ; Pl. VIII, 1 ; Pl. X ; Pl. XI ; Pl. XII, 1-2 ; Pl. XIII, 1 ; Pl. XIV, 1.

Gutaraldéhyde-osmium : Pl. II, 1-2-3 Pl. IV, 1-2 ; Pl. V, 5-6 ; Pl. XI.

MnO₄K : pour toutes les autres ultracoupes.

PLANCHE II.

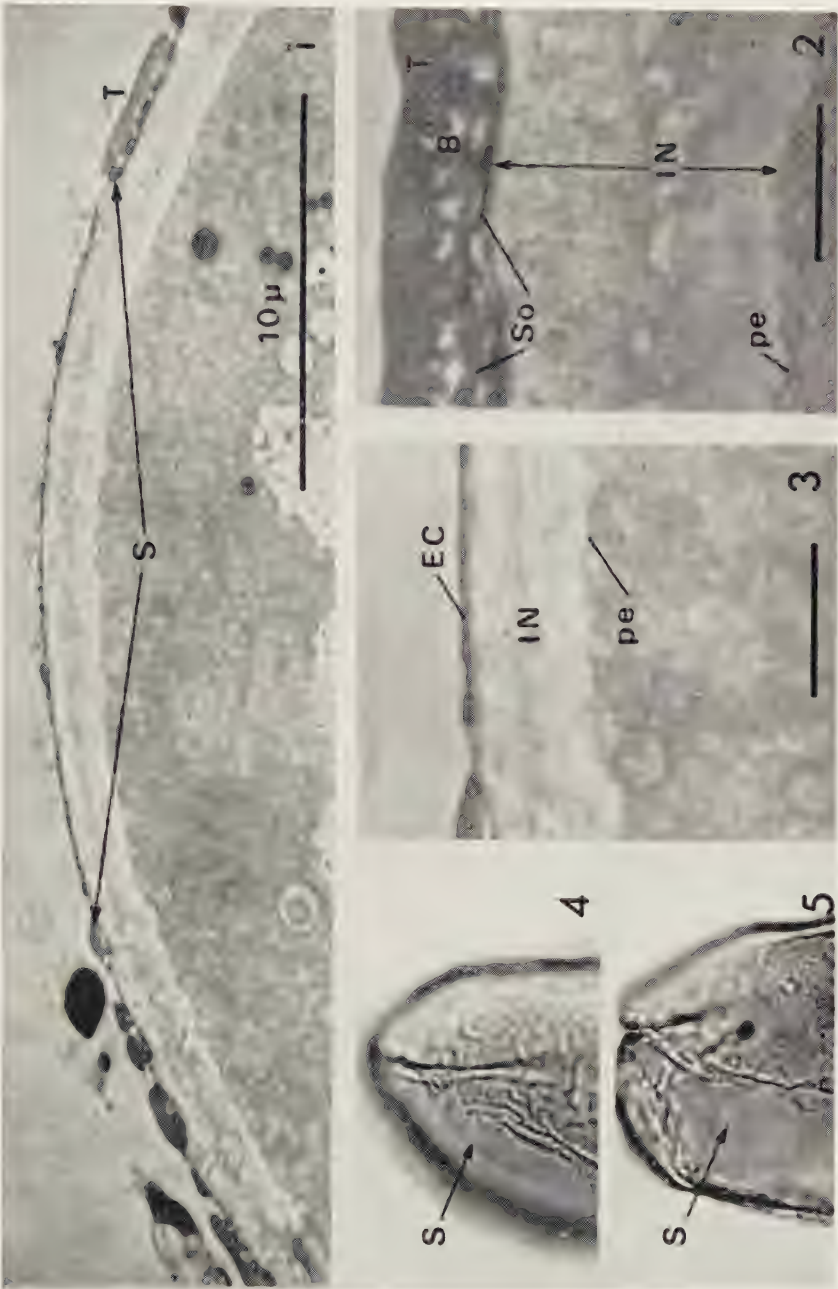
Magnolia soulangeana, Magnoliacées.

FIG. 1. — Coupe transversale au large sulcus, S.

FIG. 2. — Détail de la paroi à l'intercolpium. Tectum, T, à profil ondulé ; bacules, B, irréguliers, petits ; sole, So, pluristratifiée ; intine, IN, hétérogène.

FIG. 3. — Détail aux bords du sillon. Ectexine réduite à une pellicule, EC, fine mais continue, prolongeant la sole ; intine, IN, réduite de moitié.

FIG. 4 et 5. — Vues partielles d'un pollen entier. La mise au point de la figure 5 est plus profonde que celle de la figure 4. S, sillon unique large, scabre.



bacules devenus courts ; le tectum forme une fine plaque épineuse continue. L'endexine y est épaissie et ses interruptions sont plus larges que dans l'intercolpium. L'intine forme un oncus. Une formation caractéristique du sillon est constituée par des séries de lamelles parallèles situées entre l'endexine et les restes de l'ectexine et qui s'étendent d'un bord à l'autre du colpus. Elles ne résistent pas à l'acétolyse ce qui indique une nature non sporopollénique.

5 — *Aconitum Wilsonii*, Renonculacées (Pl. IV, Fig. 1 et 2).

L'organisation des sillons de cette Renonculacée zygomorphe est très comparable à celle décrite pour *Clematis*. On retrouve notamment les lamelles parallèles et l'endexine discontinue. La différence principale est due à la fragmentation du tectum en masses coniques, de texture peu compacte, d'aspect grenu et à la disparition des bacules.

6 — *Polycarpaea confusa*, Caryophyllacées (Pl. I, Fig. 2 ; Pl. VI, Fig. 2 et 3).

Le sillon est couvert par des masses globuleuses d'ectexine ; elles sont lâchement maintenues ensemble, à leurs bases, par une sole très ténue. Les lèvres du sillon sont bien marquées. L'endexine est dissociée et forme une zone squameuse assez épaisse.

7 — *Spergula diandra*, Caryophyllacées (Pl. VI, Fig. 1).

La structure du sillon est voisine de celle de *Polycarpaea*. L'ectexine et l'endexine sont fragmentaires ; toutefois, la sole semble avoir totalement disparu. Le sillon est plus large et l'ensemble a un aspect moins compact.

PLANCHE III.

Bergia anagalloides, Elatinacées : Fig. 1 à 4.

Cabomba aquatica, Nymphéacées : Fig. 5.

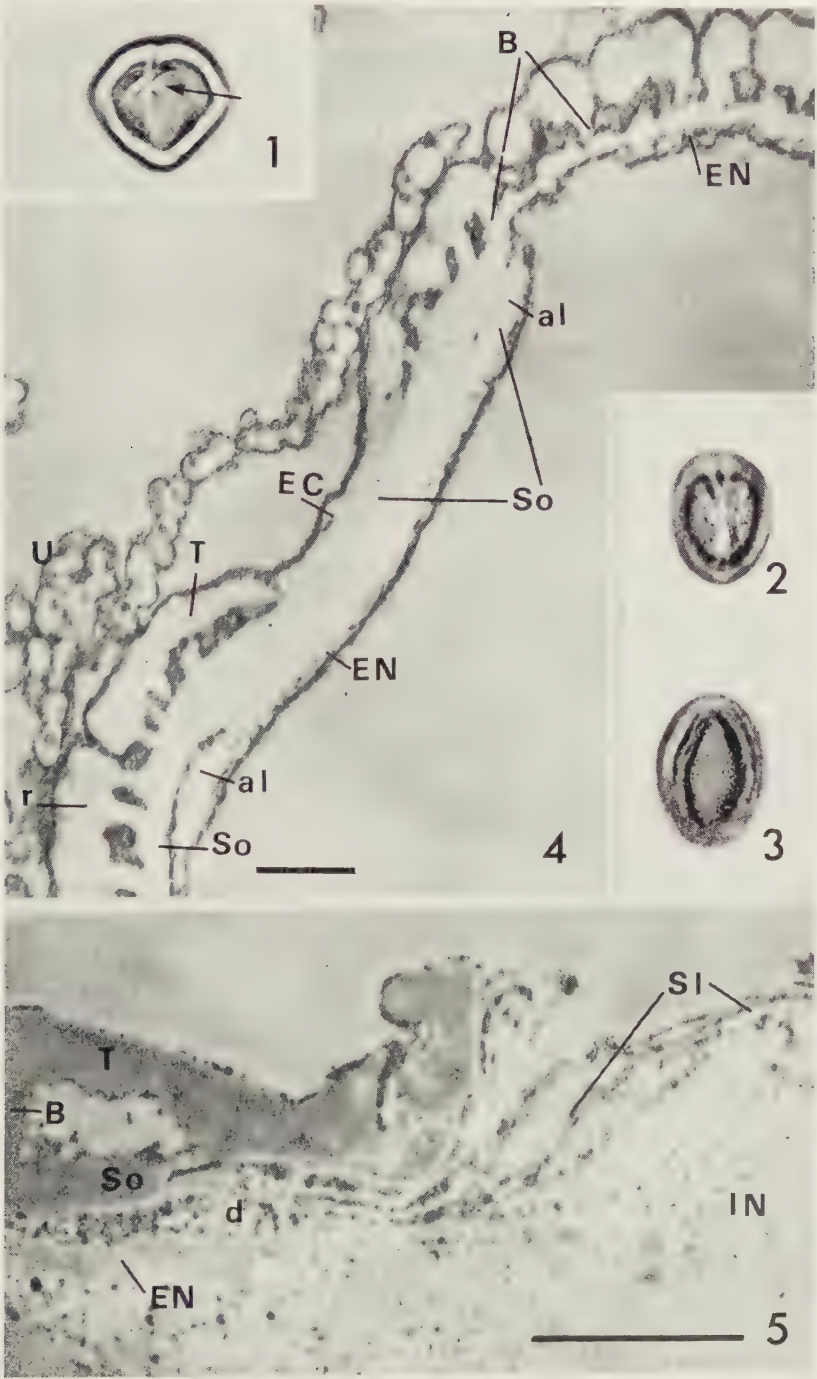
FIG. 1. — Pollen entier, un sillon de face, mise au point légèrement en dessous de la surface montrant l'aspect du « pore en papillon » (flèche) du à la forme rhomboïdale du grain.

FIG. 2. — Pollen entier, vue méridienne, un sillon de face, mise au point de surface.

FIG. 3. — Pollen entier, profil de deux sillons et exine réticulée.

FIG. 4. — Coupe transversale équatoriale d'un sillon. Disparition du réseau, *r*, des bacules, *B* ; formation d'un tectum marginal, *T*, puis d'une plaque d'ectexine, *EC* ; extension de la sole, *So*, qui émet deux ailes latérales, *al* ; endexine, *EN*, peu différenciée. Nombreux corps d'Ubisch, *U*.

FIG. 5. — Coupe transversale d'un bord de sillon. Interruption brusque du tectum, *T*, et des bacules, *B* ; aspect feuilleté de l'ectexine aperturale, *Sl*, prolongeant sans ambiguïté la sole, *So*.



8 — *Bergia anagalloides*, Elatinacées (Pl. III, Fig. 1 à 4).

Ici, la sole prend une grande extension sous le sillon ; elle y est très épaisse et émet deux ailes latérales dépassant largement la fente colpale. Les bacules qui forment un réseau à l'intercolpium, diminuent progressivement de hauteur ; leurs têtes s'unissent en un tectum marginal qui finalement constitue seul la plaque d'ectexine venant se souder à la sole. L'endexine reste mince tout autour du grain.

Le « pseudo-pore en papillon » qui a parfois été indiqué en microscopie photonique ([3], p. 159 « constrictocolpate ») sous l'équateur du sillon apparaît provoqué par la forme rhomboïdale du pollen.

9 — *Lithops salicola*, Aizoacées.

Ce genre a fait l'objet d'une description spéciale [13] ; nous y revenons ici car il montre une structure complémentaire dans la série étudiée. Le fait le plus immédiatement apparent est la présence d'une « membrane aperturale interne », située juste au dessus de l'intine et qui, en coupe transversale, a la forme d'un croissant effilé vers les deux lèvres du sillon ; cette membrane est un épaissement local de la partie interne de la sole. Au dessus d'elle et plus ou moins adhérente à elle, persiste une plaque d'ectexine mince et sinueuse comparable à celle des espèces précédentes.

10 — *Ophthalmophyllum dinteri*, Aizoacées (Pl. VII).

Le sillon comprend une double différenciation : une membrane aperturale interne formée par la partie profonde de la sole et une plaque d'ectexine mince, modification de la paroi intercolpale. Les sommets élargis des bacules définissent un réseau sur l'ensemble du grain et s'unissent en un tectum continu au voisinage du sillon ; c'est ce tectum qui constitue l'essentiel de la plaque d'ectexine.

Dans ce cas, la présence d'une endexine très mince à l'intercolpium pourrait conduire à considérer, *a priori*, la membrane aperturale comme un épaissement localisé de cette assise. Mais sa densi-

PLANCHE IV.

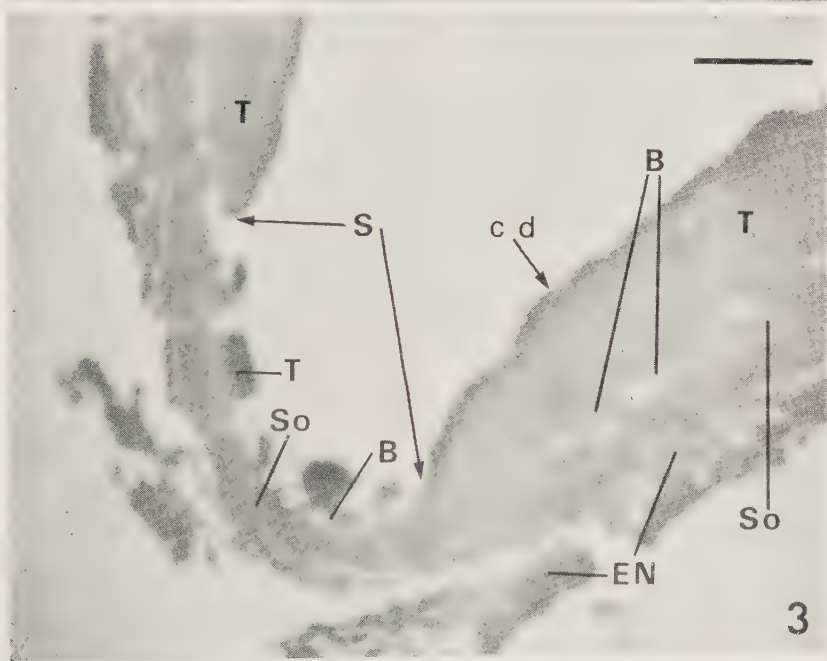
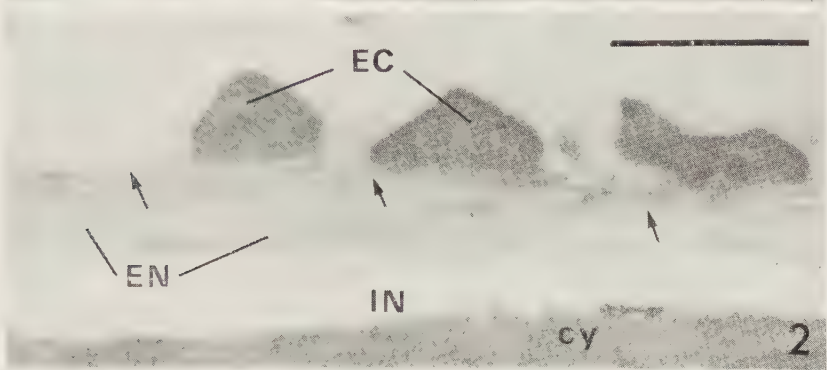
Aconitum Wilsonii, Renonculacées : Fig. 1 et 2.

Victoria cruziana, Nymphéacées ; Fig. 3.

FIG. 1. — Coupe transversale d'un bord de sillon. Réduction et fragmentation de l'ectexine, *EC*, dont la structure devient moins compacte et grenue. Différenciation de lamelles parallèles, *la*, sur l'endexine, *EN*.

FIG. 2. — Détail de la paroi du sillon montrant les membranes parallèles (flèches) entre l'endexine, *EN*, et l'ectexine résiduelle, *EC*.

FIG. 3. — Coupe transversale au sillon d'une monade (la « calotte distale », *cd*, est à droite). Lèvres profondes et nettes ; endexine, *EN*, dissociée ; sole, *So*, continue, surmontée par quelques bacules, *B* ; tectum, *T*, aminci et fragmentaire.



té électronique et la comparaison avec les genres voisins (*Lithops*, *Glottiphyllum*, [13]) permettent de conclure à sa nature ectexinale.

11 — *Mamillaria magnimamma*, Cactées (Pl. VIII, Fig. 1 et 2).

L'ectexine se morcelle sur le sillon en fragments coniques posés sur une couche finement granuleuse ; cette couche semble provenir de la transformation de la partie interne de l'ectexine intercolpale et peut être considérée comme une formation de remplissage. L'ensemble est sous-tendu par une endexine qui devient discontinue dès l'apparition de la couche granuleuse et qui se détache complètement de la sole. Le tout repose sur l'intine peu épaissie.

12 — *Ercilla volubilis*, Phytolaccacées (Pl. IX).

Un amincissement du tectum et des bacules formant une plaque d'ectexine comme précédemment, marque le sillon ; au dessous de l'ectexine, l'endexine est toujours interrompue et plus épaisse qu'à l'intercolpium. La sole garde ici son épaisseur et devient stratifiée.

Dans certains cas, complétant cette structure, des corpuscules volumineux ramifiés, issus du tectum encombrant toute la largeur du sillon (Fig. 1) ; dans d'autres cas, au contraire, il ne reste que quelques épines (Fig. 2). Ces différences sont vraisemblablement dues à un phénomène de dimorphisme révélé aux fortes résolutions.

13 — *Pisonia aculeata*, Nyctaginacées (Pl. X, Fig. 1).

En bordure de l'aperture, le tectum et les bacules de l'intercolpium se morcellent. Par contre, les couches infrabaculaires se développent : la sole subit une stratification caractéristique constituée

PLANCHE V.

Clematis vitalba, Renonculacées.

FIG. 1. — Pollen entier, vue polaire montrant les extrémités des trois sillons et la disposition des bacules vus par transparence sous le tectum.

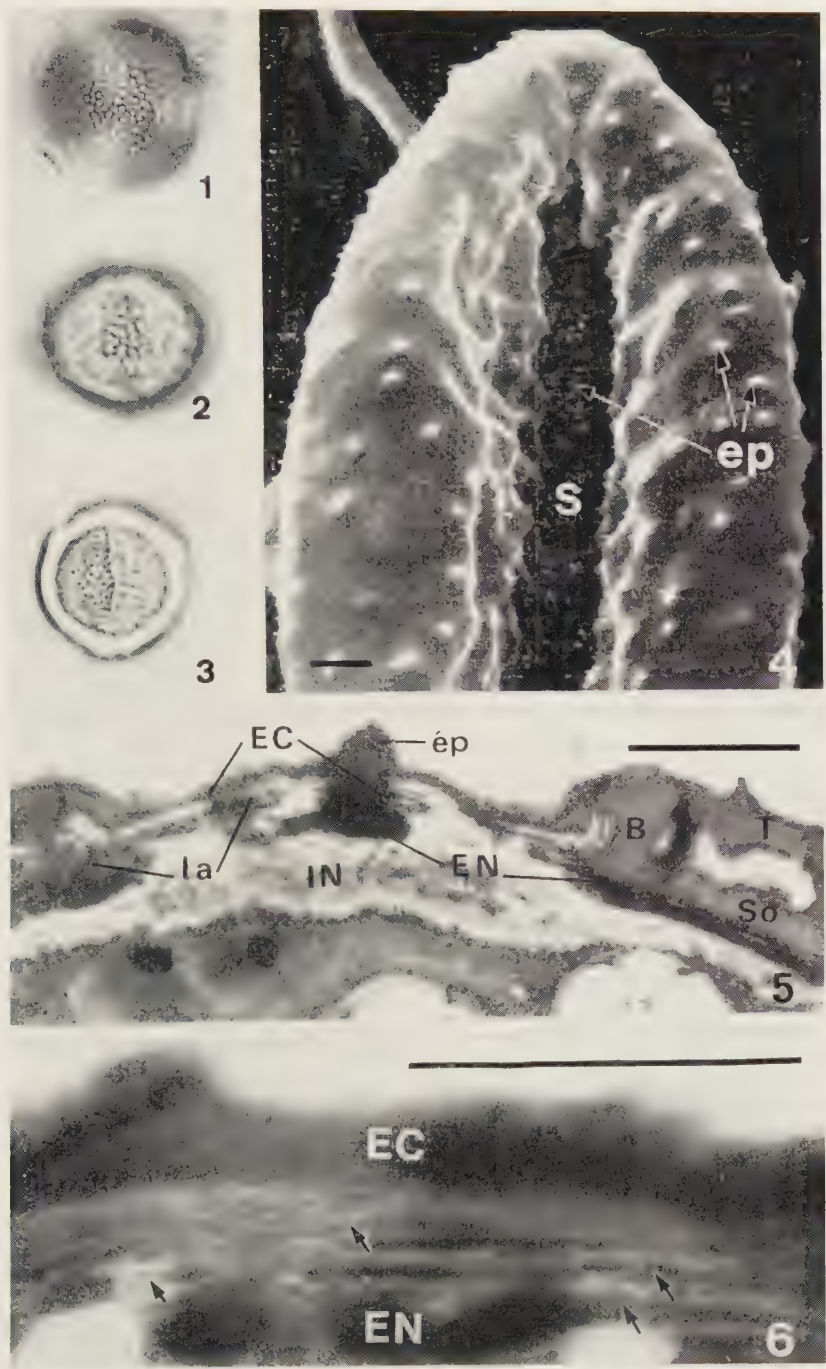
FIG. 2. — Pollen entier, vue méridienne, sillon de face, large et granuleux.

FIG. 3. — Idem, autre aspect du sillon d'un pollen moins turgescent.

FIG. 4. — Pollen entier observé au microscope à balayage ; remarquer le tectum à nombreuses épines, *ep*, qui se prolonge sur le sillon, *S*, dont les lèvres sont rentrées.

FIG. 5. — Coupe transversale d'un sillon dans sa région distale. *T*, tectum, *B*, bacule, *So*, sole de l'intercolpium ; *EC*, mince plaque d'ectexine fermant le sillon ; *EN*, endexine interrompue, bien visible ; intine épaissie, *IN*. Entre endexine et ectexine, présence de lamelles parallèles, *la*.

FIG. 6. — Détail de la paroi du sillon au niveau équatorial. Organisation voisine de celle d'*Aconitum* avec les membranes parallèles (flèches) au dessus de l'endexine, *EN*, et sous-tendant la plaque d'ectexine, *EC*.



par des couches concentriques à caractère sporopollénique enrobées d'une substance amorphe dense ; l'endexine forme de larges plaques, presque jointives, sur l'intine.

14 — *Limonium vulgare*, Plumbaginacées (Pl. XI).

Au niveau du sillon, on est frappé par la présence d'un très net épaissement de l'intine qui compense la disparition presque totale et brutale de l'ectexine pourtant très épaisse à l'intercolpium (les seuls bacules atteignent 5 microns) ; celle-ci ne persiste que sous la forme de débris squameux, minces, de la sole. Il n'y a ni tectum, ni endexine. De nombreux tractus sont discernables au travers de l'oncus et sont absents dans l'intine intercolpale ; leur orientation radiée établit des communications cytoplasmiques entre l'intérieur de la cellule et les formations paraplasmiques environnantes.

15 — *Boussingaultia gracilis*, Basellacées (Pl. VIII, Fig. 3 et 4).

Il s'agit de sillons non méridiens, courts ou « *rugae* ». Comme chez *Ercilla* et *Pisonia*, l'aperture présente une interruption de la couche baculaire et tectale ce qui délimite des lèvres profondes et une sole stratifiée. Cependant, l'essentiel de la membrane colpale est un épaissement bien localisé et compact de l'endexine.

16 — *Gyrostemon ramulosus*, Gyrostémonacées (Pl. XII).

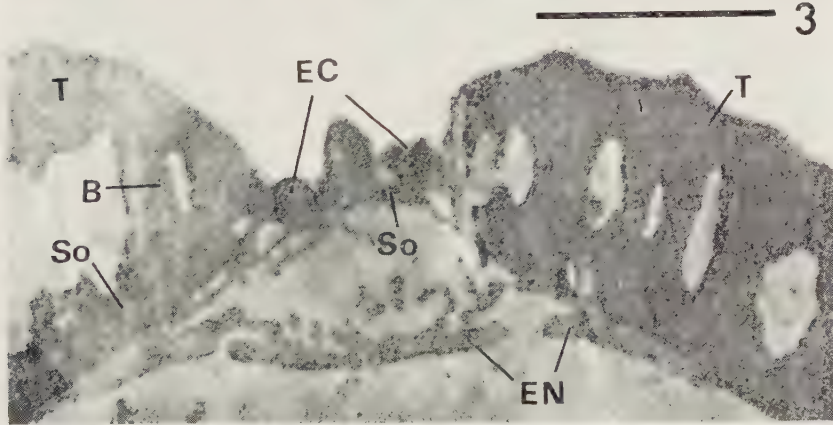
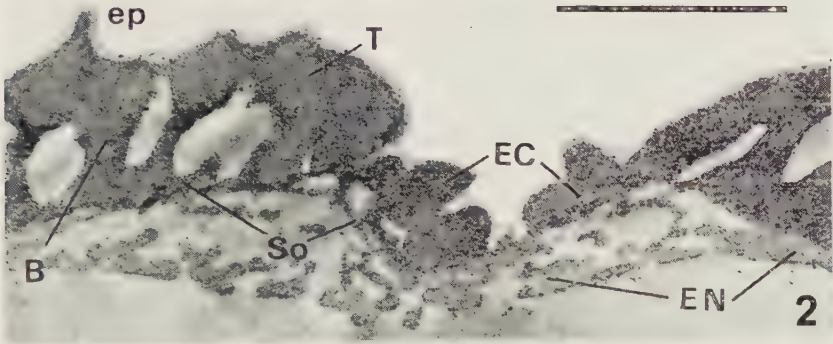
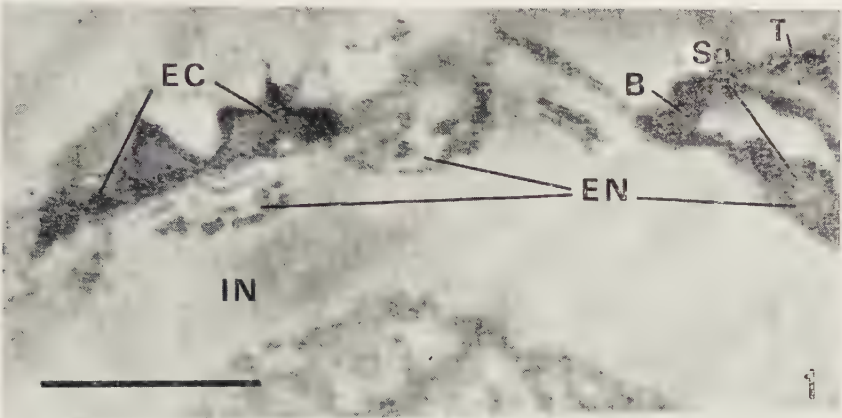
Le pollen se singularise par la structure autant de ses apertures que de son sporoderme. Celui-ci a un aspect compact en microscopie photonique. Il est en fait constitué par différentes couches qu'il est difficile d'assimiler aux niveaux habituels : 1) une large couche externe (3 μ) dans laquelle se distinguent trois zones, *a*, *b*, *c*. La zone *a* présente des structures tubulaires, curieusement contournées, souvent orientées plus ou moins parallèlement à la surface du grain. Cette orientation se perd dans la zone *b*, la plus développée, où les tubules sont plus fins (300 Å de diamètre environ). La zone *c* forme une frange pas toujours distincte mais qui habituellement montre des ornements radiales rappelant des bacules très courts ; ils sont disséminés dans une substance fondamentale qui

PLANCHE VI.

Spergula diandra, Caryophyllacées : Fig. 1.
Polycarpaea confusa, Caryophyllacées : Fig. 2 et 3.

FIG. 1. — Portion de coupe transversale d'un sillon. Aperture très peu compacte : endexine, EN, lamellaire et restes d'ectexine, EC, portés par une intine, IN, large.

FIG. 2 et 3. — Coupes transversales passant par un sillon, la figure 2 étant plus équatoriale que la figure 3. Ectexine devenant des masses irrégulières, EC, sur une sole résiduelle, So, et endexine, EN, formant une zone squameuse.



reste peu contrastée. Ces structures tubulaires persistent après traitement aux acides chauds. Ces territoires dont l'infrastructure rappelle dans une certaine mesure et de façon inattendue l'exospore des Sélaginelles [16], peuvent être assimilés à l'ectexine des exemples précédents. 2) Une couche profonde, *d*, transparente aux électrons, sans structure visible ; épaisse de 0,2 μ , elle est continue. Par sa position, elle évoque l'endexine et, comme elle, résiste à l'acétylyse ; il serait souhaitable, pour préciser sa nature, d'effectuer des recherches cytochimiques que faute de matériel frais, il ne nous a pas été possible de réaliser. 3) Au contact du cytoplasme, on reconnaît une intine typique. L'aperture est un sillon du à la disparition de l'exine externe. Dans le plan équatorial, la couche *d* forme un disque volumineux, alors que l'intine ne subit pas de modifications notables. On appellera colporoïde cette aperture spécifique du *Gyrostemon*.

17 — *Paeonia lusitanica*, Renonculacées (Pl. I, Fig. 5 ; Pl. XIII, Fig. 2 et 3).

Les observations en microscopie photonique font classer ce pollen parmi les types à colporoïdes. En microscopie électronique, l'organisation de l'aperture se révèle en fait être très voisine de celle d'un colporus comme celui de *Gentiana* par exemple (voir paragraphe suivant) : le sillon, à lèvres bien marquées, résulte de la réduction des trois couches de l'ectexine compensée par un développement de l'endexine. Dans la région équatoriale, cette dernière assise s'interrompt et ses bords renflés délimitent un orifice qui reste encombré de résidus acétolysables.

18 — *Gentiana pneumonanthe*, Gentianacées (Pl. I, Fig. 3 et 4 ; Pl. XIV).

Premier exemple de colporus : le sillon se complique par l'existence d'un pore au niveau équatorial. Le sillon ne diffère pas fondamentalement des colpus simples. Il se produit par la réduction de l'ectexine sur une endexine fortement épaissie, ce qui rappelle par

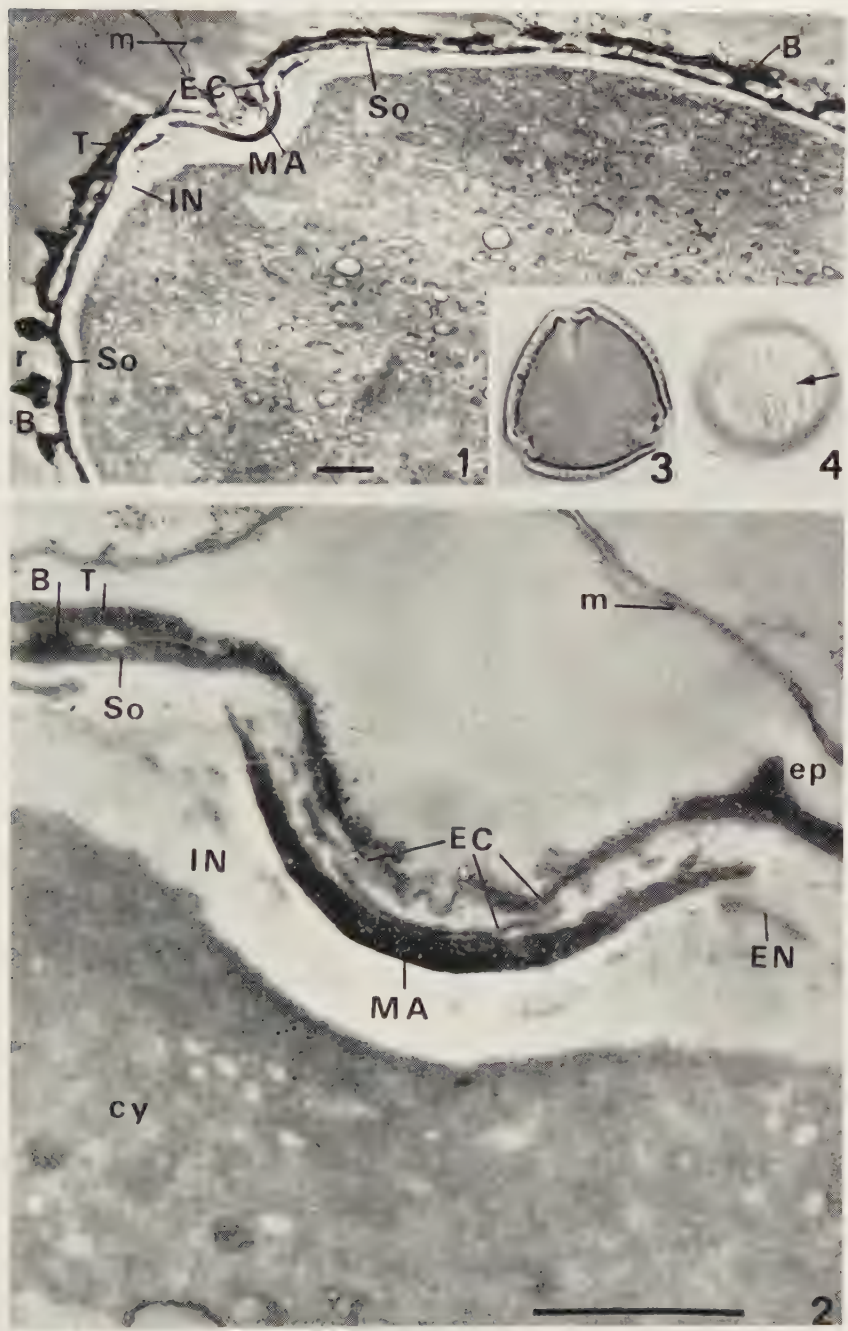
PLANCHE VII.

Ophthalmophyllum dinteri, Aizoacées.

FIG. 1 et 2. — Coupes transversales équatoriales passant par un sillon. Sommets des bacules, *B*, formant réseau, *r*, à l'intercolpium puis réunis en tectum, *T*, vers le sillon. Aperture formée par : une pellicule d'ectexine, *EC*, sinueuse, desquamée ; une membrane aperturale, *MA*, sous-jacente, en croissant ; intine, *IN*, épaissie et endexine, *EN*, peu visible.

FIG. 3. — Pollen entier, coupe optique équatoriale montrant les trois sillons.

FIG. 4. — Pollen entier, vue méridienne, un sillon de face : on voit par transparence le bord de la membrane aperturale interne (flèche).



exemple la structure rencontrée chez *Boussingaultia* (§ 15). Le pore est une rupture complète de l'exine. Déprimé en cuvette, il est bordé par un bourrelet annulaire d'endexine et occupé par un disque volumineux d'intine (*oncus* s. s.). En outre, on constate que le pore est couvert par une membrane nouvelle assez large, posée sur l'intine. Après acétolyse, cette membrane porale disparaît ; dans les mêmes conditions, deux couches sont mises en évidence dans l'endexine aperturale : une partie interne granulaire, une partie externe compacte. A l'intercolpium, l'endexine est constituée uniquement par la couche compacte.

Le pore est donc fermé uniquement par des structures acétosolubles ; après la méthode d'ERDTMAN, il apparaît comme une véritable ouverture de la paroi pollinique.

19 — *Cyclamen hederifolium*, Primulacées (Pl. X, Fig. 2 et 3).

Autre type de colporus. A la différence de l'exemple précédent, il existe un résidu d'ectexine sur l'ensemble de l'aperture : la sole ne disparaît ni sur le sillon, ni sur le pore où elle forme une plaque mince et fragile. L'endexine prend une texture fibreuse sous le sillon et s'interrompt sous le pore qu'elle entoure d'un bourrelet limitant. L'*oncus* est marqué mais il n'y a pas de membrane porale acétosoluble spéciale.

20 — *Rumex acetosella*, Polygonacées (Pl. XIII, Fig. 1).

Ce qui frappe d'abord est l'absence d'endexine discernable de sorte que l'aperture est due à des transformations ectexinales. La couche interne, la sole, se développe sous le sillon et devient feuilletée ; au niveau du pore, elle s'interrompt et forme un bourrelet finement lamellaire. Le devenir de la sole est donc très comparable à celui de l'endexine du *Cyclamen*. Plus nettement que dans ce dernier cas, le pore est fermé par une plaque ectexinale provenant,

PLANCHE VIII.

Mamillaria magnimamma, Cactées : Fig. 1 et 2.
Boussingaultia gracilis, Basellacées : Fig. 3 et 4.

FIG. 1. — Coupe transversale équatoriale passant par un sillon. Endexine, EN, discontinue et ectexine réduite à des cônes, EC, posés sur une couche granuleuse, eg. A l'intercolpium, endexine continue, difficile à déceler, à peine détachée de la sole, So (en encart, à gauche, un détail à plus fort grossissement montre mieux cette endexine, EN).

FIG. 2. — Pollen entier, vue polaire montrant les extrémités des trois sillons larges à surface grenue ; exine réticulée entre les apertures.

FIG. 3. — Pollen entier, un sillon de face, court et étroit (ruga) et les extrémités de deux autres vues de 3/4.

FIG. 4. — Coupe transversale d'un sillon court. Ectexine résiduelle, EC ; extension locale de l'endexine, EN.

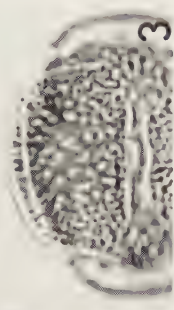
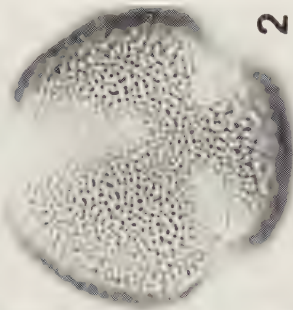
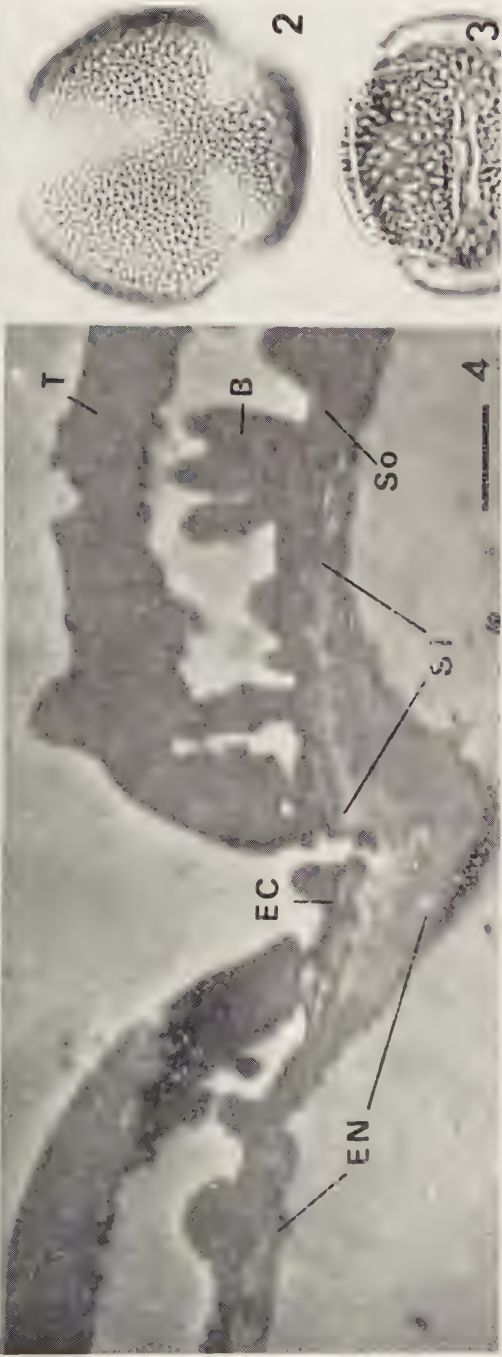
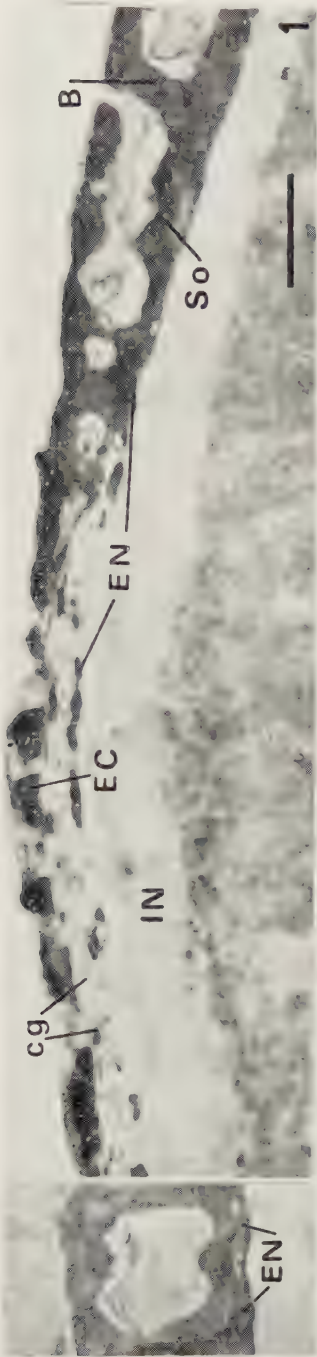


PLANCHE IX.

Ercilla volubilis, Phytolaccacées.

FIG. 1. — Coupe transversale passant par un sillon. Plaque d'ectexine, *EC*, hérissée de diverticules, *dv* ; sole, *So*, devenant stratifiée, *Sl*.

FIG. 2. — Autre aspect. Plaque d'ectexine, *EC*, pourvue seulement de courtes épines, *ep*.

FIG. 3. — Pollen entier, vue méridienne, un sillon de face étroit, à bords nets et exine épineuse.

FIG. 4. — Pollen entier, coupe optique équatoriale montrant les trois sillons.

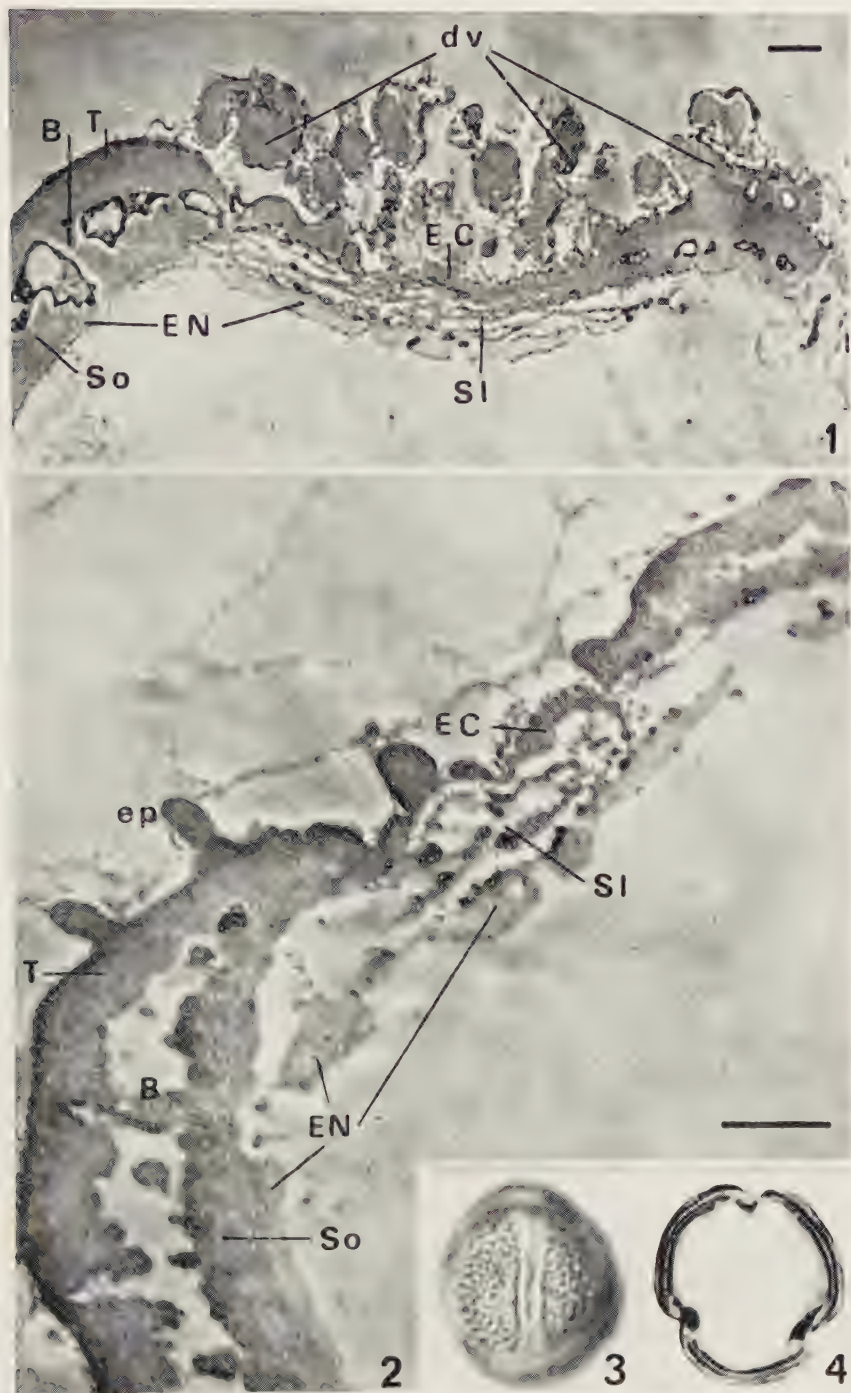


PLANCHE X.

Pisonia aculeata, Nyctaginacées : Fig. 1.

Cyclamen hederifolium, Primulacées : Fig. 2 et 3.

FIG. 1. — Portion de coupe transversale passant par un sillon. Réduction des couches suprabaculaires et baculaires, *EC* ; stratification caractéristique *Sl*, de la sole, *So* (flèche).

FIG. 2. — Coupe transversale passant par le sillon, *S*, d'un colporus. Interruption des bacules, *B*, mais continuité de la sole, *So* ; endexine, *EN*, fibreuse sur l'intine, *IN*, amorçant la formation d'un oncus.

FIG. 3. — Coupe atteignant le pore, *P*. L'endexine fibreuse, *EN*, s'interrompt à son tour en marquant un bourrelet poral, *bp* ; la sole persiste sous forme d'une assise très fragile, *So*.

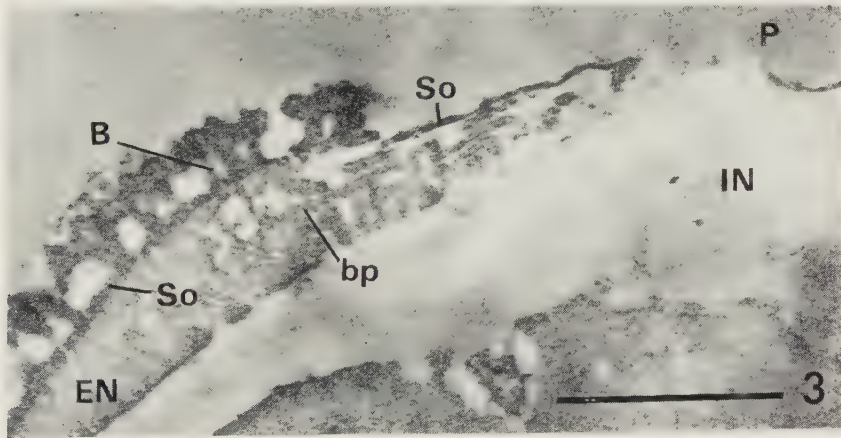
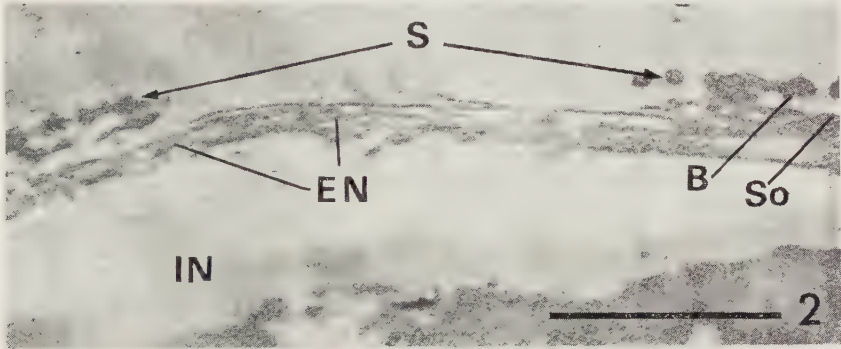
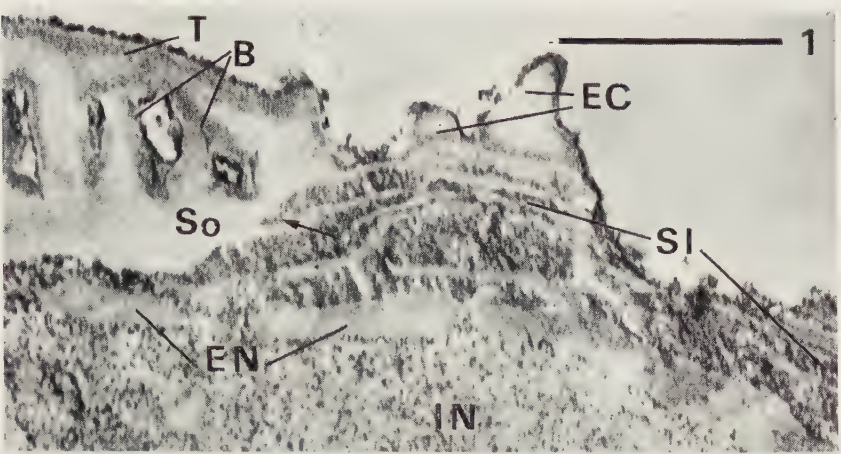


PLANCHE XI.

Limonium vulgare, Plumbaginacées.

FIG. 1. — Portion de coupe transversale passant par un sillon. Ectexine, *EC*, s'amenuisant sur un oncus d'intine, *IN*, traversé par un grand nombre de tractus cytoplasmiques, *tr*, à disposition radiale ; à gauche, partie inférieure d'un bacule, *B*, et sole, *So*, en bordure du sillon.

FIG. 2 et 3. — Comparaison entre la structure de la paroi à l'intercolpium (2) et au sillon (3). Fig. 2 : intine mince, *IN*, non structurée et ectexine développée (on ne voit ici que la sole, *So*, et l'extrême base d'un bacule, *B*). Fig. 3 : intine, *IN*, volumineuse avec ses tractus cytoplasmiques, *tr*, et ectexine, *EC*, réduite à une sole écailleuse.

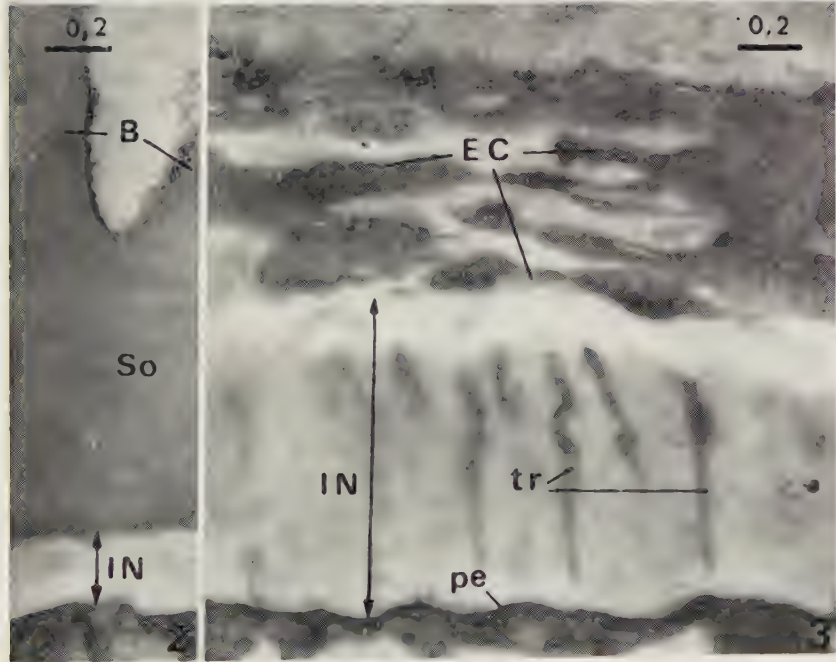
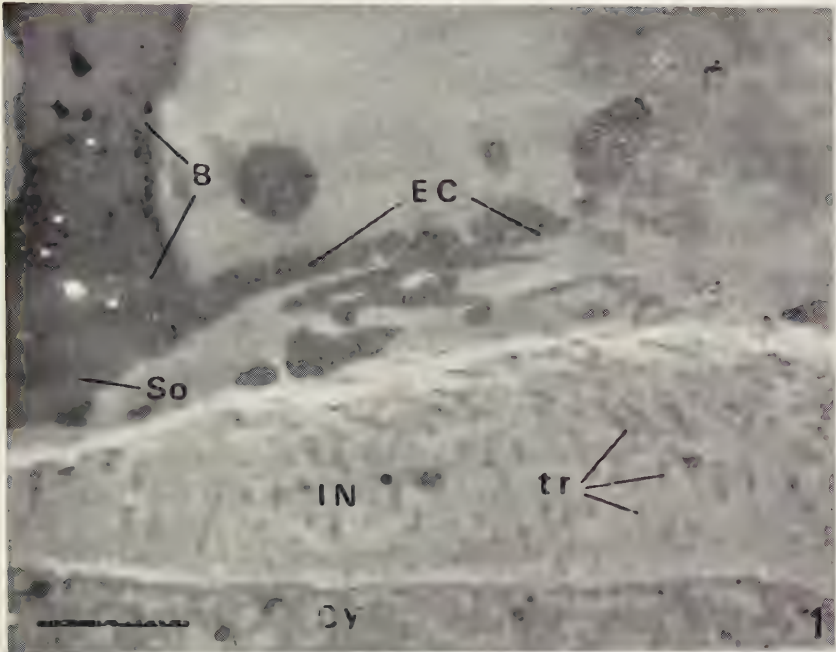


PLANCHE XII.

Gyrostemon ramulosus, Gyrostémonacées.

FIG. 1. — Coupe transversale passant par l'aperture. Sillon, *S*, formé par la disparition presque totale de « l'ectexine », *EC*, externe ; épaissement localisé de la couche *d* ; intine, *IN*, mince.

FIG. 2. — Portion de la même coupe dans l'intercolpium. Structure tubulaire de l'exine bien visible surtout en *a* où l'orientation des tubules est tangentielle.

FIG. 3. — Région comparable après acétolyse. Les ornements de l'ectexine sont encore discernables (flèches) ; région *d* non dissoute.

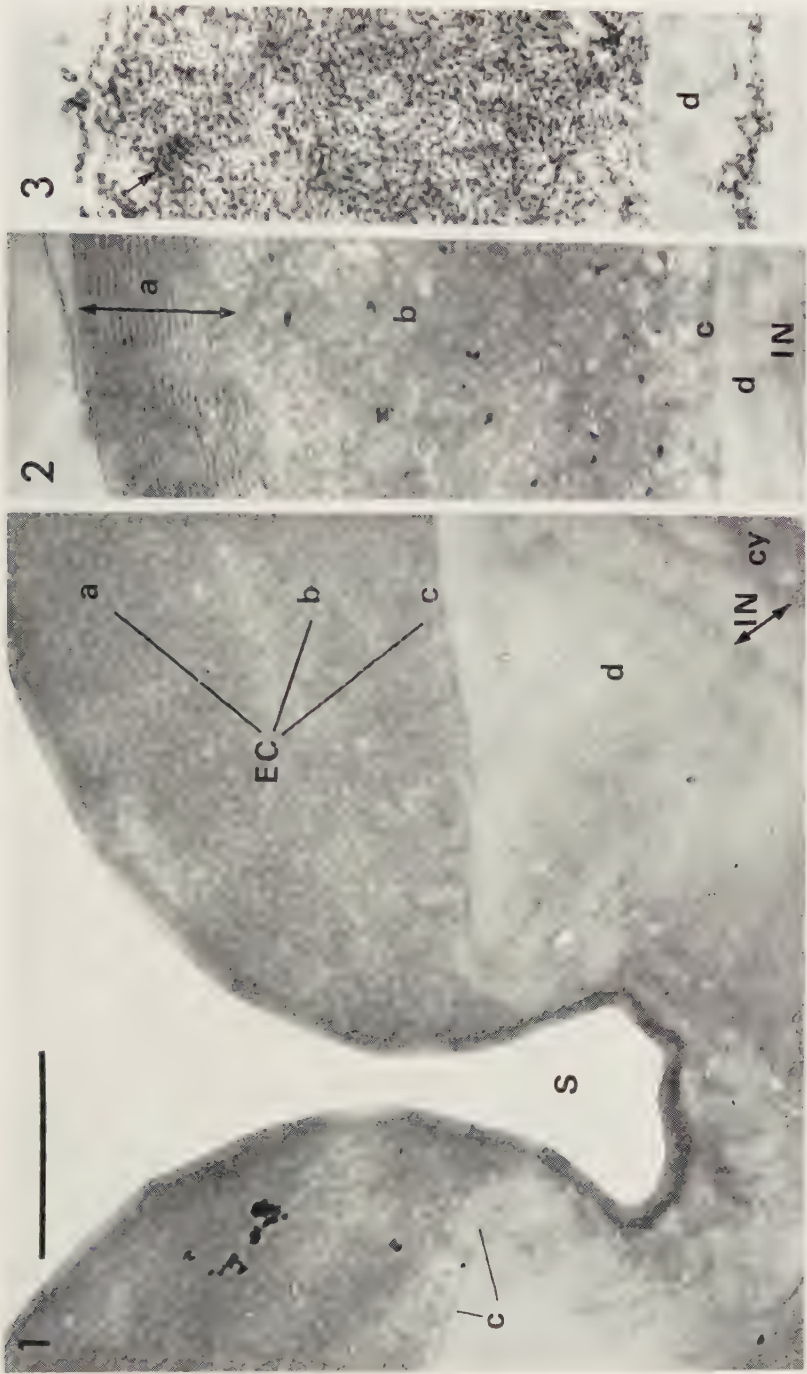


PLANCHE XIII.

Rumex acetosella, Polygonacées : Fig. 1.

Paeonia lusitanica, Renonculacées : Fig. 2 et 3.

- FIG. 1. — Portion de coupe transversale équatoriale passant par le pore, *P*, d'un colporus. Annulus stratifié, *bp* ; membrane porale de nature ectexinale, *EC* ; croissant d'intine, *IN*, d'aspect spumeux.
- FIG. 2. — Coupe transversale passant par le sillon, *S*, d'un colporoïde. Membrane aperturale pour la plupart de nature endexinale, *EN*.
- FIG. 3. — Coupe équatoriale passant par le poroïde, *P*. Exine totalement interrompue ; bourrelet poral d'endexine, *bp* ; l'orifice ainsi délimité est occupé par des fragments épars résistants à l'acétolyse.

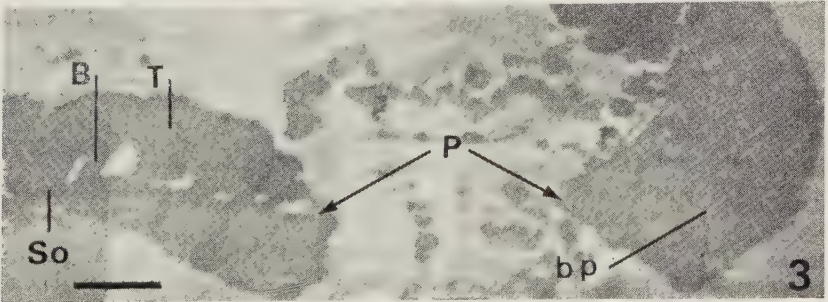
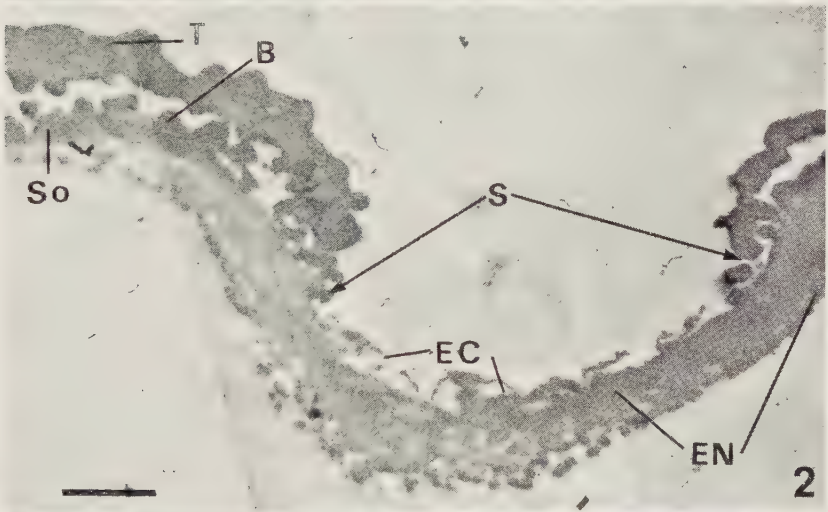
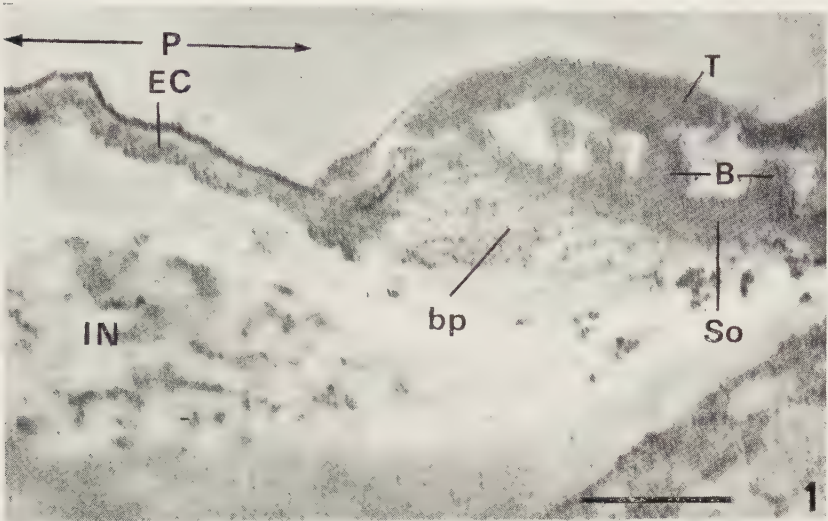


PLANCHE XIV.

Gentiana pneumonanthe, Gentianacées.

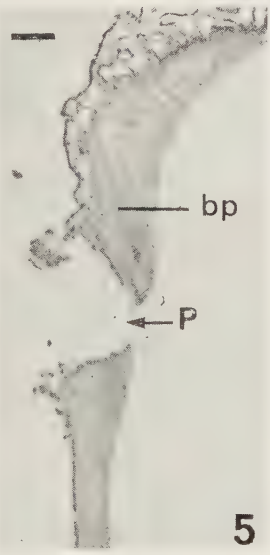
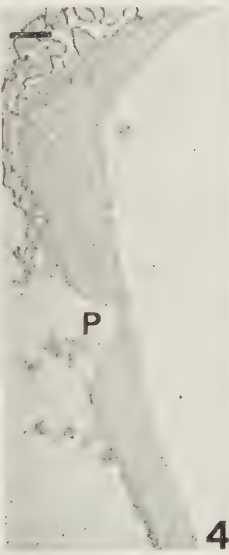
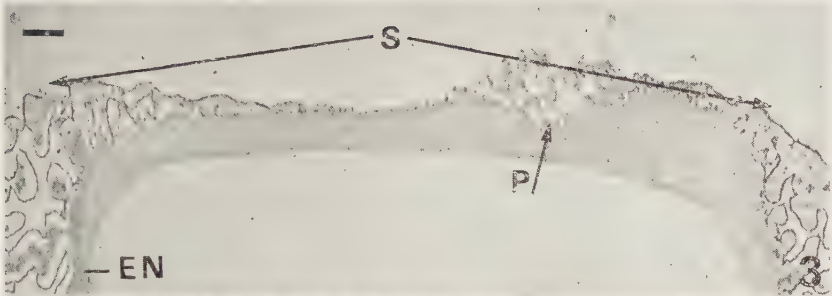
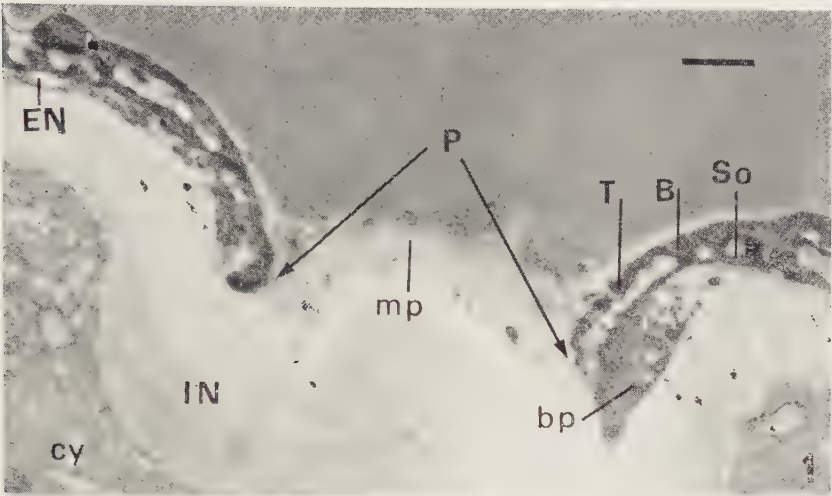
FIG. 1. — Coupe transversale du colporus dans la région équatoriale, passant par le pore, *P*. A ce niveau, l'exine s'aminçit et s'interrompt complètement ; l'orifice est fermé par une membrane spéciale, peu contrastée (membrane porale, *mp*) située sur l'onus d'intine, *IN*. Bourrelet interne et marginal d'endexine, *bp*.

FIG. 2 à 5 . — Coupes sériées légèrement obliques par rapport au plan méridien.

FIG. 2. — Bordure du sillon, *S*. Ectexine réduite mais persistante ; endexine, *EN*, déjà épaissie montrant, par suite du traitement, une partie interne granuleuse, une partie externe compacte.

FIG. 3 et 4. — Coupes plus sagittales, le pore, *P*, est rencontré tangentiellement. Amincissement puis disparition de l'ectexine, de l'endexine ensuite.

FIG. 5. — Milieu du colporus, dans le centre du pore, *P*. Interruption totale de l'exine ; l'acétolyse a fait disparaître la membrane porale et l'intine. On reconnaît le bourrelet poral, *bp*, d'endexine, à deux couches.



comme il l'a déjà été rencontré à plusieurs reprises, de la réduction de l'ectexine intercolpale. L'*oncus* forme un croissant hétérostructuré qui prend naissance sous le bourrelet marginal.

Conclusions.

L'ensemble de ces observations permet de tirer un certain nombre de conclusions portant sur la structure générale des sillons, la comparaison entre colpus et pores, la définition des colporus et fournit des indications préliminaires complétant les connaissances sur la phylogénie du groupe. Les principaux types de sillons rencontrés ont été réunis schématiquement sur la figure B.

1 — Les zones germinatives doivent être considérées comme des organisations particulières du sporoderme dont les caractères sont spécifiques. Dans aucun des cas étudiés, le sillon (colpus simple ou autres types) n'est une simple interruption de la paroi intercolpale, mais il résulte de modifications plus ou moins importante d'un ou de plusieurs niveaux de l'exine et de l'intine.

Le cas le plus simple est la réduction des trois couches de l'ectexine en un feuillet unique. Chez le *Magnolia* (Fig. B, 1), il est étayé par une intine également réduite ; mais en général, l'endexine et l'intine jouent en quelque sorte un rôle compensateur en augmentant d'épaisseur (*Victoria*, B 2 ; Renonculacées, B 4).

Il peut s'y ajouter des transformations structurales de sorte qu'une des couches exinales prend un aspect bien différent de celui qu'elle a dans l'intercolpium. C'est ainsi que la sole devient stratifiée (*Cabomba*, B 3 ; *Boussingaultia*, *Pisonia*, *Ercilla*, B 7) ou forme une plaque massive (*Bergia*, B 8) ou encore constitue le croissant caractéristique sous les sillons des Aizoacées (B 9). Dans d'autres cas, c'est l'endexine qui est complètement dissociée sous la plaque ectexinale résiduelle (Caryophyllacées, B 5). L'abondance des tractus cytoplasmiques dans l'intine colpale du *Limonium* (B 10) est aussi une des manifestations des différenciations locales de la paroi.

Il est des espèces où existent des formations aperturales spéciales qui ne peuvent être assimilées à une partie précise des structures intercolpales. Ceci est relativement rare ou peu marqué dans les pollens à sillons simples (lamelles parallèles de *Clematis*, B 4 ; couche granuleuse de *Mamillaria*, B 6), mais se rencontre de façon très typique dans les colporus (formations acétosolubles de *Gentiana*, B 14 ; *Rumex*, B 15).

On peut remarquer le rôle comparable joué par la sole et l'endexine. Suivant les exemples, l'une ou l'autre se stratifie, se dissocie, s'épaissit tandis que les couches externes de l'ectexine se réduisent ou disparaissent avec une grande régularité (comparer ainsi B 5 et B 7).

PLANCHE B.

Schémas interprétatifs de l'ultrastructure des principaux types de sillons rencontrés.

Ectexine : en noir ; endexine : en gris ; intine : en blanc.

Pour les colporoides et les colporus, un schéma passant par le pore dans le plan équatorial est donné en dessous du schéma passant par le sillon.

Les autres figurés correspondent à des formations particulières dont les structures sont décrites dans le texte.

Pollens sulqués (monocolpés) :

1 : *Magnolia* ; 2 : *Victoria* ; 3 : *Cabomba*.

Pollens colpés :

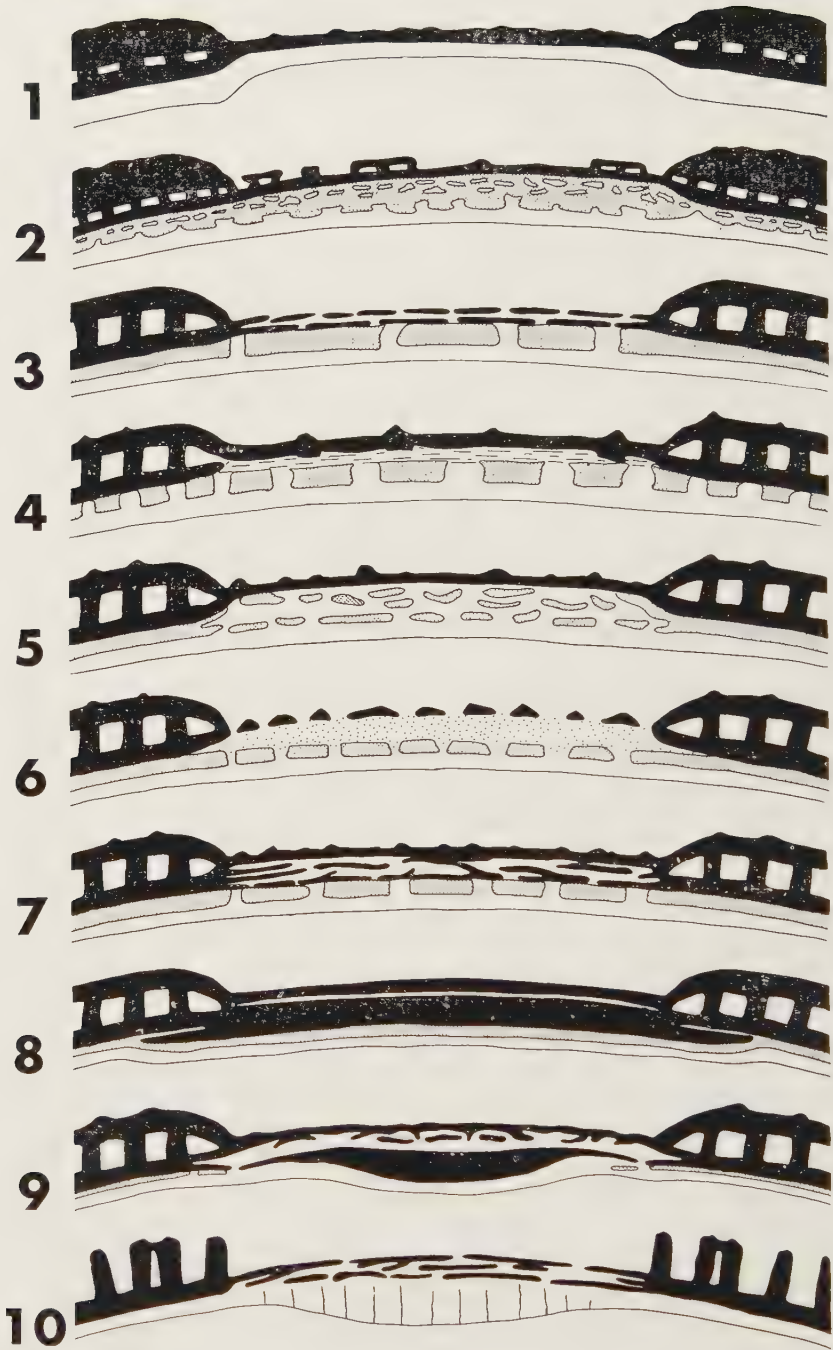
4 : *Clematis*, *Ficaria*, *Aconitum* ; 5 : *Spergula*, *Polycarpea* ; 6 : *Mamillaria* ;
7 : *Boussingaultia*, *Ercilla*, *Pisonia* ; 8 : *Bergia* ; 9 : *Ophtalmophyllum*, *Lithops* ;
10 : *Limonium*.

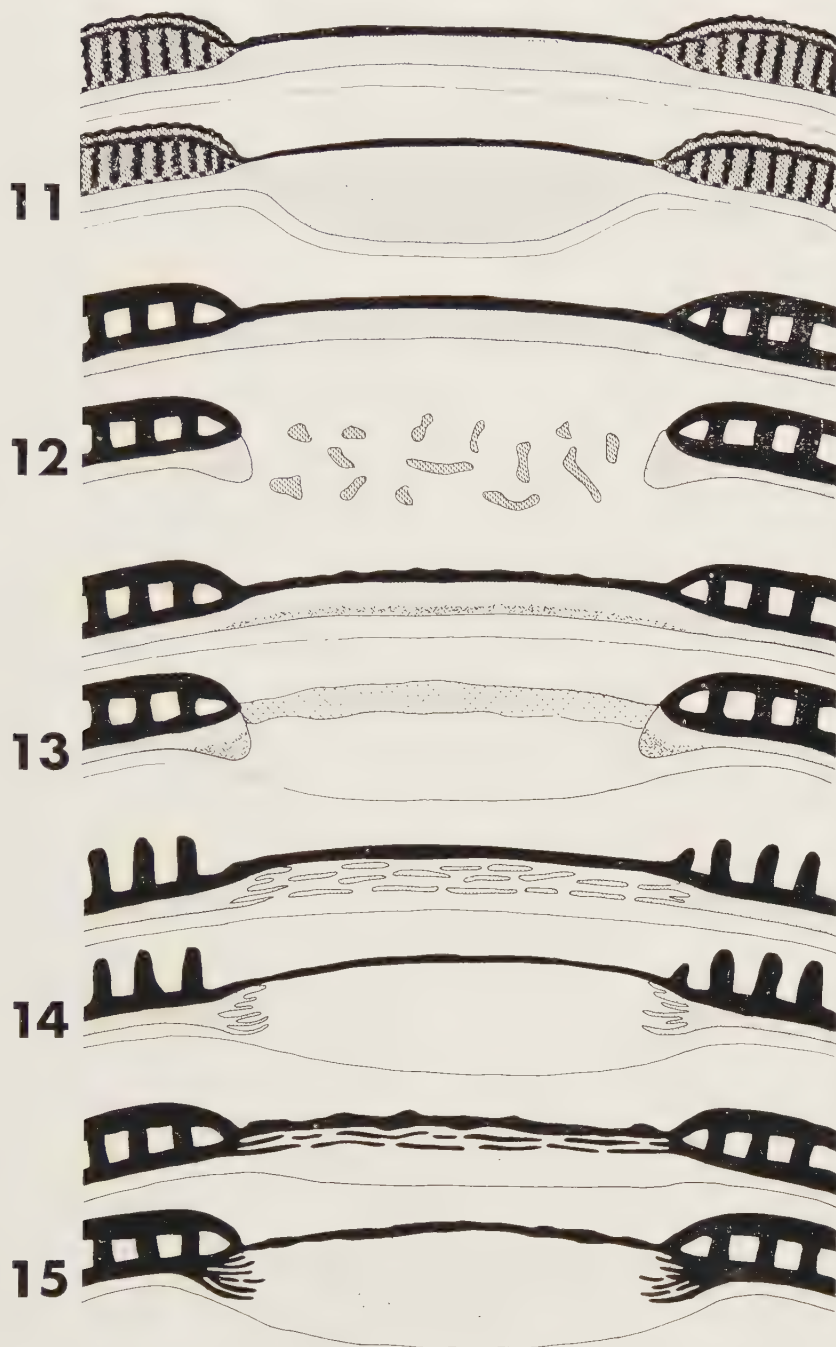
Pollens colporoidés :

11 : *Gyrostemon* ; 12 : *Paeonia*.

Pollens colporés :

13 : *Gentiana* ; 14 : *Cyclamen* ; 15 : *Rumex*.





2 — Il n'apparaît pas de différences fondamentales entre la structure d'un sillon simple (*colpus, ruga*) et celle d'un sillon de colporus ou de colporoïde. C'est ainsi que le sillon du *Cyclamen* (B 14) ressemble à celui des Caryophyllacées (B 5).

Il n'y a pas non plus de différences essentielles entre la structure du sillon d'un pollen colpé et celle du pore d'un pollen poré, au sein d'une même famille. Ceci est très visible chez les Renonculacées où, par exemple, une coupe transversale au pore de *Laccopetalum* [12] est comparable à celle du sillon de ficaire ou de clématite ; de même chez les Caryophyllacées où les différenciations porales du *Lychnis* sont identiques aux différenciations colpales de *Polycapaea* et *Spergula*. Ceci confirme à l'échelle des ultrastructures l'idée que « les pores ne sont en fait que les sillons raccourcis » [20].

3 — Dans les exemples de colporus et colporoïdes, la couche profonde de la paroi, endexine ou sole si l'endexine est absente, est totalement interrompue pour former, au niveau équatorial, une véritable endoaperture arrondie. Cette couche constitue un bourrelet poral compact (*Gentiana*, B 13 ; *Paeonia*, B 12) ou lamellaire (*Cyclamen*, B 14 ; *Rumex*, B 15) selon l'aspect pris par l'endexine ou la sole sous le sillon. Pourtant, l'intine n'est pas en contact direct avec l'extérieur car elle est protégée par une fine membrane spéciale (*Gentiana*) ou par une pellicule d'ectexine (*Cyclamen*, *Rumex*). Il ne s'agit pas d'opercule proprement dit, portion isolée d'ectexine sur le pore, mais simplement du prolongement des résidus membranaires couvrant le sillon de part et d'autre de la zone équatoriale. Dans le groupe étudié, il est dès lors préférable de parler d'*ora* [3], pour une perforation de la paroi dans le plan équatorial complétée par un sillon méridien externe et de garder le terme de *pore* pour les autres systèmes où il n'y a pas de sillon et où opercules et pseudo-opercules sont doublés par une membrane interne continue [12].

4 — L'examen d'un très grand nombre d'espèces est nécessaire pour envisager une étude phylogénique, mais il semble possible de dégager certains faits à partir des exemples décrits ici ou précédemment [10, 12, 13].

Les magnolias ont des caractères primitifs, sans endexine, à sillon large, unique et peu différencié. L'aperture est encore peu évoluée chez les Cabombacées et les Nymphéacées, mais l'endexine est présente et le sulcus est marqué par des transformations de la sole ou de l'endexine qui rappellent certaines familles de Centrospermales. Il serait intéressant de pouvoir comparer ces organisations à celles des Monocotylédones affines.

La famille des Renonculacées est difficile à subdiviser rationnellement car « les caractères sont inégalement répartis ce qui d'ailleurs contribue à donner à cette famille une profonde homogénéité fondamentale, malgré sa grande diversité » [5]. Du point de vue pollinique, cette diversité se retrouve dans les types aperturaux (pollens porés, tricolpés, péricolpés, pluricolpés...) ; leur ultrastructure se révèle très homogène : sous les zones germinales, il y a disparition de la sole, amincissement du tectum et des bacules, épaissement de l'endexine, celle-ci étant typiquement interrompue de place en place tout autour du grain.

Dans le grand groupe des Centrospermales, on constate que les Caryophyllacées forment une famille relativement homogène également : les apertures, pores (3-12-n) ou sillons (principalement 3), sont dues à une réduction de l'ectexine intercolpale (tectum, bacules et sole) sur une endexine épaissie et dissociée ; ces structures sont très proches de celles observées chez les Renonculacées. Mais la majorité des cas rencontrés est caractérisée par des sillons où la sole prend une grande importance, caractère que l'on pourra considérer comme plus évolué : stratifiée chez les Basellacées, Nyctaginacées, Phytolaccacées ; élargie en ailes latérales chez les Elatinacées ; membrane interne si typique chez les Aizoacées. *Mamillaria* (Cactées) avec sa couche granuleuse se situe par son ultrastructure colpale entre les Caryophyllacées et ces dernières familles. Les Gyrostémonacées ont une place tout à fait particulière. L'organisation de leur sporoderme et de leurs apertures est complètement différente de celle de toutes les autres Centrospermales, notamment des Phytolaccacées desquelles elles sont parfois rapprochées [5]. Les affinités de cette constitution pollinique restent inconnues.

Mis à part ce dernier cas, soulignons que toutes les familles du groupe, à pollens colpés, présentent une unité de structure de leur ectexine : tectum à épines, bacules, sole. Cela ne se retrouve plus dans les familles plus évoluées (la phylogénie du groupe étant basée ici sur les données d'HUTCHINSON, [8]). Dans ces familles, apparaissent les colporus (Gentianacées, Primulacées, Polygonacées), ce qui confirme l'idée du caractère primitif de l'absence d'ouverture équatoriale [19]. De ce point de vue, les pivoinés se distingueraient sans ambiguïté des Renonculacées.

On admet que les colporus conduisent aux familles dont les pollens sont uniquement porés (Plantaginacées, Chénopodiacees, Amaranthacées). Les différences entre ora et pores impliquent que la régression des sillons s'accompagne de transformations ultrastructurales des régions germinales résiduelles.

Summary

Succeeding to a study of the ultrastructure of the pores, the organisation of some types of furrows is now compared : pollen colpate, pericollpate, colpate, colporeolate and tetrad with circular furrow. The furrow is not in all the cases a simple interruption of the pollen wall but shows very characteristic differentiations of the sporoderm's strata. Generally, the bacular and suprabacular layers throw back, but, according the examples, the foot layer of the ectexina, the endexina, the intina show an extension and unusual transformations. Sometimes, apertural formations are distinct of the intercolpate structures. The organisation of the furrows according to the systematical position of the species is considered.

BIBLIOGRAPHIE

1. ECHLIN, P. (1968). — Pollen. *Scientific American*, 218, 4, p. 80-90.
2. ECHLIN, P. et CHAPMAN, B. (1968). — Scanning reflection electron microscopy of plant surfaces. IV^e European regional Conference Rome, 2, p. 49-50.
3. ERDTMAN, G. (1966). — Pollen morphology and Plant Taxonomy. *Angiosperms*. New York and London. 1 vol.
4. ERDTMAN, G. (1967). — Glimpses of Palynology 1916-1966, *Rev. Palaeobotan.* Dicotyledons. Oxford.
5. EMBERGER, L. (1960). — Traité de Botanique. II, Les végétaux vasculaires. fasc. 1-2, éd. Masson Paris.
6. FAEGRI, K. et IVERSEN, J. (1964). — *Textbook of Pollen Analysis*. Copenhagen. 1 vol.
7. GÜLLVAG, B. M. (1966). — The fine structure of pollen grains and spores : a selective review from the last twenty years of research. *Phytomorphology*, XVI, 2, p. 211-227.
8. HUTCHINSON, J. (1959). — The families of flowering plants. Vol. I. Dicotyledons. Oxford.
9. KREMP, G. (1965). — Morphologic Encyclopedia of Palynology. Tucson, 1 vol.
10. ROLAND-HEYDACKER, F. (1964). — Morphologie du pollen de *Ficaria ranunculoides* Moench Ranunculaceae. *Pollen et Spores*, VI, 2, p. 373-378.
11. ROLAND, F. (1965). — Précisions sur la structure et l'ultrastructure d'une tétrade calymmée. *Pollen et Spores*, VII, 1, p. 5-8.
12. ROLAND, F. (1966). — Etude de l'ultrastructure des apertures : pollens à pores. *Pollen et Spores*, VIII, 3, p. 409-419.
13. ROLAND, F. (1967). — Mise en évidence d'une membrane aperturale particulière dans le pollen de quelques Aizoacées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 264, série D, p. 2986-2988.
14. ROLAND, F. et ROLAND, J. C. (1968). — Essais de coloration élective des niveaux du sporoderm en microscopie électronique. *Pollen et Spores*, X, 1, p. 5-10.
15. REYRE, Y. (1968). — Valeur taxinomique de la sculpture de l'exine des pollens fossiles attribués aux Gymnospermes ou aux Chlamydospermes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 267, série D, p. 488-490.
16. STAINIER, F. (1965). — Structure et infrastructure des parois sporales chez deux Sélaginelles. *La Cellule*, t. LXV, fasc. 3, p. 221-224.
17. THORNHILL, J. W., MATTA, R. K. et WOOD, W. H. (1965). — Examining three dimensional microstructures with the scanning electron microscope. *Grana Palynologica*, VI, 1, p. 3-6.

18. VAN CAMPO, M., BRONCKERS, F. et GUINET, Ph. (1965). — Apports de la microscopie électronique à la connaissance de la structure des grains de pollen acétolysés. *Bulletin de l'I.F.A.N. Palynologie africaine*, VI, t. XXVII, série A, 3, p. 795-842.
19. VAN CAMPO, M. (1966). — Pollen et Phylogénie. Les Bréviaxes. *Pollen et Spores*, VIII, 1, p. 57-73.
20. VAN CAMPO, M. (1967). — Pollen et Classification. *Rev. Palaeobotan. Palynol.*, 3, p. 65-71.



IMPRIMERIE M. DECLUME, LONS-LE-SAUNIER.

AVIS AUX COLLABORATEURS

Les travaux destinés à la revue « POLLEN et SPORES » sont reçus par M^{me} M. VAN CAMPO, Laboratoire de Palynologie, Faculté des Sciences, Place Eugène Bataillon, Montpellier (France).

Les manuscrits doivent être remis en deux exemplaires. Ils seront obligatoirement dactylographiés avec double interligne au recto des feuillets seulement. Les dessins accompagnant les articles doivent être définitifs, exécutés de manière à pouvoir être reproduits directement par les procédés usuels. Il est désirable qu'ils soient exécutés ou groupés de façon à occuper, après réduction, la largeur de la justification du texte. Les photographies doivent être suffisamment contrastées.

Les auteurs recevront gratuitement 50 exemplaires des pages contenant leurs articles, sous couverture. Ils pourront cependant recevoir des tirés à part réimposés, mais sur demande expresse de leur part et à titre onéreux. Ils s'engagent à ne pas mettre leurs tirés à part dans le commerce.

BIBLIOGRAPHIE.

Les auteurs qui enverront l'ensemble de leurs tirés à part à la revue Pollen et Spores recevront le supplément bibliographique à la revue, s'ils en font la demande par lettre.

Les envois doivent nécessairement être faits à l'adresse suivante : Laboratoire de Palynologie, Faculté des Sciences, Place Eugène Bataillon, 34 - Montpellier.

ABONNEMENTS.

Les prix d'abonnement à la revue *Pollen et Spores*, supplément bibliographique compris, ont été fixés comme suit 75 F, Etranger : 16 \$ U.S.A., ou 80 F.

Le montant des abonnements doit être adressé à M^{me} M. Van CAMPO, Muséum National d'Histoire Naturelle, 61, rue de Buffon, Paris V^e, soit par Bons U.N.E.S.C.O., soit par chèques bancaires, soit à son compte chèque postal 1340502 Paris.

TIRAGES A PART

Les auteurs qui désirent un certain nombre de tirés à part en plus des 50 exemplaires offerts par POLLEN et SPORES sont priés de s'entendre directement avec l'Imprimerie M. DECLUME, Lons-le-Saunier, (Jura) France.

TABLE DES MATIÈRES.

	Pages
WAANDERS, G. L. and SKVARLA, J. J. : Fine structure of <i>Staphylea trifolia</i> L. (Staphyleaceae) pollen walls	475
ROLAND, F. : Etude de l'ultrastructure des apertures : II, pollens à sillons	479
NAKOMAN, E. : Contribution à l'étude de la microflore tertiaire des lignites de Seyitömer (Turquie)	521
TING, W. S. : Fossil pollen grains of Coniferales from early Tertiary of Idaho, Nevada and Colorado	557
ELSIK, W. C. : Palynology of a paleocene Rockdale lignite Milam County, Texas. II. Morphology and taxonomy (end)	599
SRIVASTAVA, S. K. : Reticulate species of <i>Aquilapollenites</i> and emendation of genus <i>Mancicorpus</i> Mtchedlishvili	665
Nouvelles et Revues	701
